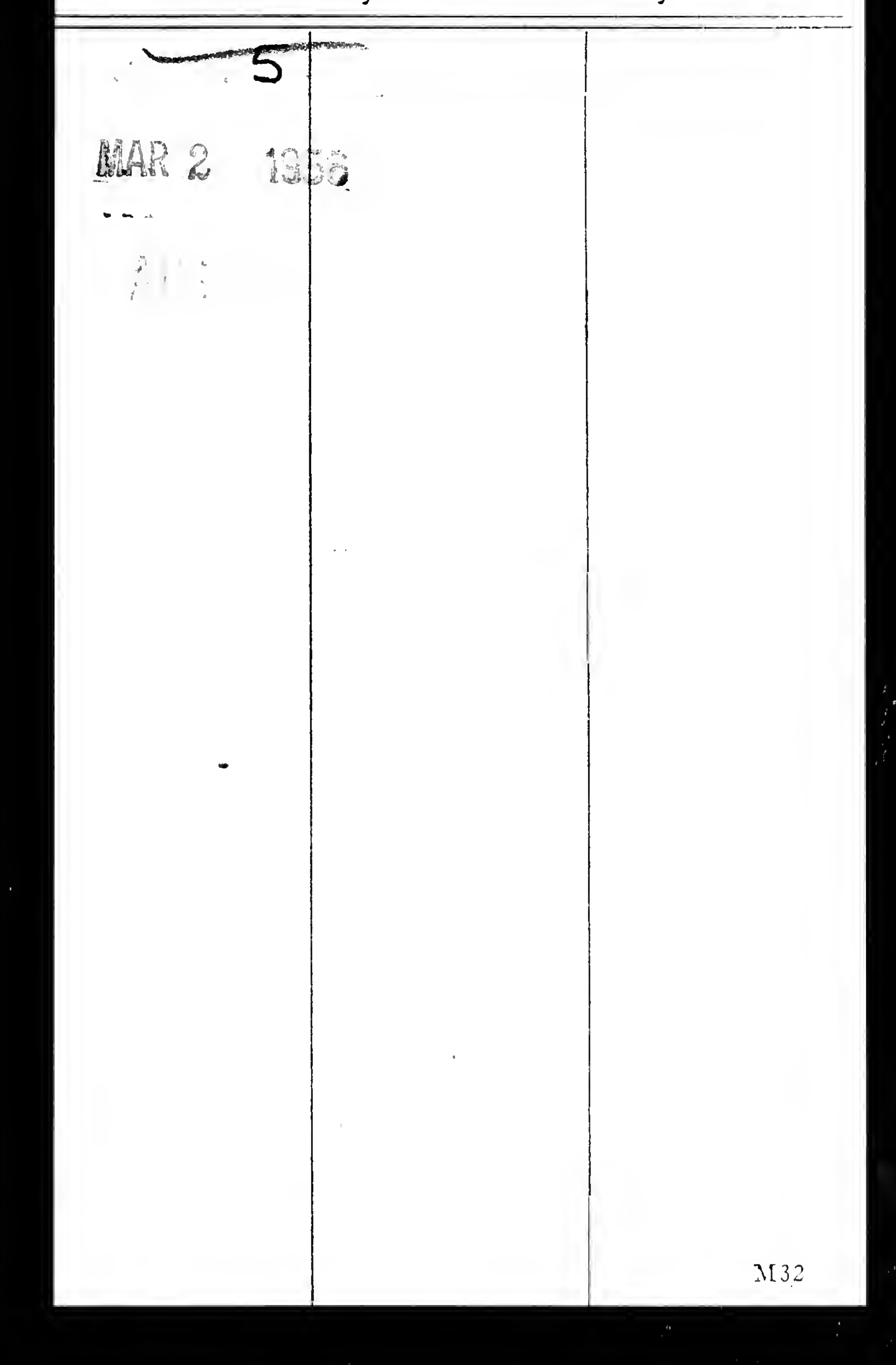



5
MAR 2 1956
M32

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

90. BAND. — JAHRGANG 1902.

HERAUSGEBER: Dr. K. GOEBEL

Professor der Botanik in München.

Mit XV Tafeln und 127 Textfiguren.

MARBURG.

N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.

1902.

Inhaltsverzeichniss.

I. Abhandlungen.

II. Abbildungen.

A. Tafeln.

B. Textfiguren.

1 Fig. zu Moll, Hydrosimeter.
6 Fig. zu Holzner, Drosera.
3 Fig. zu Holzner, Polygala.
11 Fig. zu Čelakovský, Berindung des Stengels.
2 Fig. zu Goebel, Stereum hirsutum.

III. Litteratur.

Heft I (S. 1—208) erschien am 4. Dezember 1901, Heft II (S. 209—348) am 30. Januar 1902, Heft III (S. 348—476) am 30. April 1902.

Zur Secretionsmechanik der extrafloralen Nektarien.

Von
Hugo Haupt.

Einleitung.

Die Secretionsthätigkeit der Nektarien ist wiederholt in den letzten Jahrzehnten Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen gewesen. Meine Aufgabe in der vorliegenden, im Leipziger Pflanzenphysiologischen Institut auf Veranlassung des Herrn Geheimrath Prof. Dr. W. Pfeffer ausgeführten Arbeit war es nun, specieller an extrafloralen Nektarien die gesammten mit der Secretion in Verbindung stehenden Vorgänge zu studiren.

Bevor wir uns den inneren Factoren und äusseren Einflüssen, die bei der Secretion des Nektars in den extrafloralen Nektarien betheiligt sind, zuwenden, sei es gestattet, einen Blick auf die historische Entwickelung unserer Kenntnisse von den Nektarien zu werfen.

In der Litteratur finden sich die bei den Nektarien in Betracht kommenden Fragen von den verschiedensten Standpunkten aus untersucht. Einige ältere Autoren beschäftigen sich vorwiegend mit dem Nutzen, den der Nektar der Pflanze bietet. So betrachten Caspary[1]) und mit ihm Senebier[2]) und Kieser[3]) den Zucker als ein unnützes Excret, nicht als ein Secret, dem eine bestimmte Aufgabe zufällt. Die meisten anderen Autoren bis zu den Zeiten v. Mohl's, z. B. Kurr,[4]) leitete lediglich das Bestreben, durch anatomische Untersuchungen über den Bau und die Dicke der das Nektarium bedeckenden Cuticula einen Einblick in das Wesen der Secretion zu erlangen. Auch sie fassen fast ausnahmslos den Nektar als ein sauerstoffreiches Excret, entstanden bei der Bildung der sauerstoffarmen Pollen und Ovariumanlagen, auf.

Da der verdienstvolle Forscher G. Bonnier[5]) einen ausführlichen und kritischen Ueberblick über sämmtliche wichtigeren, vorher veröffent-

1) Caspary, De Nectariis. 1848. Elberfeld. Dissertat. pag. 44 u. 51.
2) Senebier, Physiologie végétable. 1800. II. pag. 390.
3) Kieser, Aphorismen aus der Pflanzenphysiologie 1808 pag. 80.
4) Kurr, Untersuchungen über die Bedeutung der Nektarien in den Blumen. 1833.
5) G. Bonnier, Les Nectaires. Ann. des sciences naturelles 1878. Sixième série VIII pag. 12—20.

lichten Arbeiten über Nektarien gibt, unterlasse ich es, mit Hinweis auf diesen Autor, näher auf die ältere Litteratur einzugehen. Nur auf die neueren Arbeiten von Hanstein[1]) und Reinke[2]) möchte ich hier kurz zurückkommen. Letzterer beschäftigte sich auch mit den Secrete ausgebenden Blattzähnen und stellte fest, dass die Nektarien am petiolus von Prunusarten morphologisch mit den Blattzahnspitzen gleichwerthig sind, worauf ihre histologische Entwickelung sowie zahlreiche Uebergangsbildungen hinweisen.[3]) Behrens[4]) verfolgte alsdann zum ersten Male die Ausbildung des Nektariums von seiner Anlage im Meristem aus. Nach seiner Auffassung über den Austritt des Secretes dringen die zuckerhaltigen Substanzen durch Diffusion von ihrem Entstehungsorte aus in die Schleimpapillen des Nektariums ein, um nach Verschleimung derselben in Freiheit gesetzt zu werden; die Cuticula hält er für völlig undurchlässig für gelöste Stoffe.[5]) Grosse Verdienste um die Erforschung der Nektarien, auch in physiologischer Hinsicht, erwarb sich dann G. Bonnier in seiner schon erwähnten grösseren Abhandlung, indem er von den verschiedensten Gesichtspunkten aus und durch scharfsinnige Experimente die Lösung der auftauchenden Fragen förderte. Er gibt auch zuerst die Betheiligung des Zuckers als osmotisch wirkenden Körpers beim Verlauf der Nektarabsonderung zu[6]) und weist auf die Bedeutung der Gefässbündel hin, durch welche die Zufuhr des Wassers beschleunigt wird, da ihre Enden dicht bis unter das Nektariumgewebe reichen. Seine Ausführungen schliesst er mit dem bemerkenswerthen Satze, dessen Berechtigung wir noch später untersuchen wollen: „Die Nektarien stellen (ob florale oder extraflorale, ob wirklich activ ausscheidend oder nicht) ein specielles Reservenährmaterial dar, das zu dem Leben der Pflanze in directer Beziehung steht.“ [7])

Aber weder Behrens noch selbst Bonnier erkannten klar die volle Bedeutung der osmotischen Wirksamkeit der krystalloiden Sub-

---

1) Hanstein, Botan. Ztg. 1868 pag. 700 u. Bot. Abhandlung Bd. II Heft 4, 1875.

2) Reinke, Pringsheim's Jahrbücher 1876 Bd. X pag. 117; Bot. Jahresbericht 1875 pag. 1013.

3) Reinke, Pringsheim's Jahrbücher 1876 Bd. X pag. 126 u. d. f.

4) Behrens, Flora 1876.

5) Behrens, l. c. pag. 81.

6) Bonnier, l. c. pag. 181: „La présence des sucres dans le tissu favorise évidemment cet appel de l'eau à cause du pouvoir osmotique de ces substances.“

7) Bonnier l. c. pag. 20[illegible]

stanzen, wie sie von Pfeffer schon, als für die Nektarien in Betracht kommend, vorausgesagt war.[1]) Dieser wies zuerst auf die Nothwendigkeit eines rein mechanischen Geschehens der Absonderung hin, sobald man nur den osmotisch wirksamen Zucker als gegeben annimmt. Es folgten die Untersuchungen Wilsons am Tübinger Institut 1881,[2]) die diesen Verhältnissen Rechnung trugen und auf die ich in der folgenden Arbeit häufiger zurückkommen werde. Er zeigte, wie man es durch Entfernung des osmotisch wirksamen Körpers in gewissen Fällen in der Hand habe, beliebig die Secretion zu sistiren und sie durch Wiederaufbringen desselben von Neuem in Gang zu setzen. Eine zusammenfassende Darstellung der Blüthennektarien gab Stadler,[3]) der gleichzeitig die früher so häufig bestrittene Durchlässigkeit gewisser Cuticulaformen nach experimentellen Belegen zugibt.[4])

Mit einigen extrafloralen Nektarien beschäftigte sich Aufrecht,[5]) der seine Aufmerksamkeit dem anatomischen Bau und den Inhaltsstoffen ihrer Gewebe zuwandte. Es sei noch die abfällige Kritik, die Büsgen[6]) den Wilson'schen Versuchen zu Theil werden lässt, erwähnt, die schon in Pfeffer's „Studien zur Energetik" eine Widerlegung erfahren hat.[7]) Letzteres Werk enthält eine Klarlegung der für die Secretion in Betracht kommenden Verhältnisse, wobei gleichzeitig die Mechanik der Wasserversorgung im Nektarium von der Schaffung und Ausgabe des gelösten Zuckers scharf getrennt ist.[8]) Endlich hat Schniewind-Thies[9]) die Septalnektarien einer Untersuchung vom vergleichend-entwickelungsgeschichtlichen Standpunkt aus unterzogen.

Nach diesem Ausblick auf die einschlägige Litteratur wollen wir kurz den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse über die bei der

---

1) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877 pag. 223.

2) Wilson: „On the Cause of the Excretion of Water on the Surface of Nectaries." Dissertat. Leipzig 1881 bei Engelmann.

3) Stadler, Beiträge zur Kenntniss der Nectarien und Biologie der Blüthen. Dissert. Zürich 1886.

4) Stadler l. c. pag. 73—77.

5) Aufrecht, Beiträge zur Kenntniss der extrafloralen Nektarien. Zürich 1891. Dissert.

6) Büsgen, Der Honigthau 1891 (bei Fischer in Jena) pag. 31—33.

7) Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze 1892 pag. 267 Anm.

8) Pfeffer, l. c. pag. 265—267.

9) Schniewind-Thies, Beiträge zur Kenntniss der Septalnektarien (Jena 1897 bei Fischer).

Nektarabsonderung in Betracht kommenden physiologischen Fragen zusammenfassen:

Was zunächst den Vorgang der Anhäufung des Zuckers im Nektariumgewebe betrifft, so wissen wir nur, dass nicht selten in der Nähe der floralen [1]) und extrafloralen Nektarien sich Stärke angehäuft vorfindet. Diese wird zu gegebener Zeit zum Theil in Glycose umgewandelt, also als Zucker nach aussen geschafft. [2]) In anderen Fällen wird der Zucker entweder durch Zertrümmerung anderer komplexer Moleküle gewonnen [3]) oder direct von den reichlich Chlorophyll führenden Geweben des Nektariums producirt und als solcher ausgegeben. [4]) Manchmal erfolgt diese Ausgabe durch Reissen der Cuticula, in den meisten Fällen durch Diosmose durch die Zellwände der Epidermis hindurch, also ohne Einreissen. Aeussere Einflüsse, besonders Feuchtigkeit, begünstigen die Zuckersecretion. Ist einmal Zucker nach aussen geschafft, so setzt sich die Secretion mechanischen Gesetzen folgend eine gewisse Zeit lang fort, wobei durch die bis dicht unter das Nektariumgewebe reichenden zahlreichen Gefässbündel die Zufuhr des Wassers beschleunigt wird. [5]) Es kommt also vor allem auf ungleiche Vertheilung des gelösten Stoffes an, der schon bei einem geringen wirksamen Concentrationsunterschied in der extracellularen Lösung ansehnliche Triebkraft schafft, da in 1 proc. Lösung Glycose einen osmotischen Druck von 1,3, Kalisalpeter einen solchen von 3,4 Atmosphären erzeugt. [6])

Ich richtete nun mein Augenmerk besonders auf die äusseren Einflüsse, denen die Absonderung unterliegt, sowie auf den Verbleib des Zuckers nach der Beendigung der Secretion. Für den Beginn der Secretion, also für die Ausgabe des Zuckers nach aussen, erwies sich allgemein der Feuchtigkeitsgehalt der Luft und die damit verbundene schwächere Transpiration als hochwichtig. Beschleunigend

---

1) Behrens, l. c. pag. 51. Stadler l. c. pag. 71.

2) Aufrecht, l. c. pag. 41.

3) Anm.: Dass, wie Stadler behauptet, auch aus Gerbstoff (Stadler, l. c. pag. 72, cf. dagegen Pfeffer, Physiol. II. Aufl. 1. Bd. pag. 302) der auszugebende Zucker entstehen kann, scheint mir noch ebenso des Beweises zu bedürfen, wie die von Aufrecht dem Calcium zugeschriebene Bedeutung als Transporteur der zum Secretionsprocess nöthigen Kohlehydrate (Aufrecht, l. c. pag. 43, cf. dagegen Pfeffer, l. c. pag. 427).

4) Pfeffer, Physiologie I. Aufl. pag. 190.

5) Bonnier, l. c. pag. 181.

6) Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze 1892 pag. 266.

wirkte auch auf den Beginn die Steigerung der Temperatur. Das Licht war bis auf wenige ganz bestimmte Fälle für den Anfang wie für die Fortsetzung der Secretion bedeutungslos. Befand sich der osmotisch wirksame Körper einmal ausserhalb, so setzte sich die Wassersecretion rein mechanisch fort, doch wurde auch hier durch Feuchtigkeit und Wärme erheblich die Secretion gefördert. In einigen Fällen scheint neben der osmotischen Wirkung des Zuckers eine Wasserversorgung durch actives Hervorpressen bei hoher Turgescenz in Frage zu kommen (Impatiens und Sambucus). Nach einer gewissen Zeit kam die Secretion bei jedem Nektarium zum Stillstand und es folgte zumeist eine von äusseren Einflüssen ziemlich unabhängige Resorption nach Innen.

Einfluss des Alters auf die Nektarabsonderung.

Betrachten wir im Freien irgend eine Pflanze mit extrafloralen Nektarien, so treffen wir unter günstigen Bedingungen eine Anzahl von Nektarien an derselben in Secretion begriffen, während wir an den Nektarien der noch unentfalteten Blätter ebenso vergeblich nach einer Absonderung suchen, wie an denen der älteren. Die Vorbildung der Nektarien erfolgt sehr früh, so sind z. B. in den Knospen von Sambucus racemosa Anfang März die Nektarien schon gross präformirt und zeigen in diesem Stadium eine rothe Farbe; activ werden sie erst Mitte April. Am stärksten fand ich die Absonderung fast allgemein zur Zeit nach der Laubentfaltung, sowie kurz vor Beginn, und bei einigen Pflanzen während der Blüthenperiode. In dieser Zeit, wo das kräftigste Wachsthum in der Pflanze stattfindet,[1]) zeigt sich die innere Disposition zur Nektarabsonderung am stärksten. An jeder Pflanze waren dann nicht nur der Zahl nach die meisten Nektarien activ, sondern auch die ausgegebene Nektarmenge pflegte am bedeutendsten zu sein. Mit dem Abblühen schwächt sich die Absonderung häufig schon beträchtlich ab, ja sie hört in vielen Fällen völlig auf. Als naturgemässe innere Ursachen für die Sistirung der Nektarsecretion, die selbst unter günstigsten Aussenbedingungen schliesslich eintritt, ist ein zu hohes Alter der einzelnen Organe und ihrer Blätter einerseits, oder der ganzen Pflanze anderseits — wenn nämlich alle Nektarien die Secretion einstellen — anzusehen. Meine zahlreichen Beobachtungen fasse ich dahin zusammen, dass also die Nektarien stets

---

1) Bonnier, l. c. pag. 194.

nur eine gewisse Zeit lang in der Vegetationsperiode activ sind, mit höherem Alter übernehmen jüngere, später gebildete, ihre Function, während sie selbst degeneriren und vertrocknen. Es kommt der Zeitpunkt, wo die ganze Pflanze der Nektarien gleichsam nicht mehr zu bedürfen scheint. Vielleicht, dass die osmotisch wirksamen Zuckerarten anderwärts zur Bildung von Reservematerial in den Samen und Früchten oder in den Winterknospen für die nächstjährige Vegetationsperiode gebraucht werden; kurz im Juni, oder spätestens im Juli, stellen bei den heimischen Pflanzen die typischen, extrafloralen Nektarien ihre Thätigkeit mehr und mehr ein.

So zeigten Mitte Juni die Pflanzen eines blühenden Vicia-Faba-Feldes bei Kösen nur noch die Nektarien an den beiden oberen Stipularblättern secretionsthätig; bei allen mehr unterhalb gebildeten war diese Zone des Blattes vertrocknet. Als ein anderes Beispiel mögen die Beobachtungen an den Blattstielnektarien von Prunusarten dienen: Soeben noch in der Entfaltung begriffene Blätter sondern noch nicht ab, beginnen dann aber bald die Secretion. Bei der raschen Vegetation im Monat Mai sind dieselben Nektarien vierzehn Tage später, wo sie schon weit unterhalb des Sprossgipfels an nun älteren Blättern sich befinden, bereits weniger activ.[1]) Nach weiteren vier Wochen sondern sie im Freien überhaupt nicht mehr ab, und nach abermals vier Wochen sind sie völlig vertrocknet und selbst im Dampfraum nicht mehr zur Secretion zu bringen.

Als ein nicht ausser Acht zu lassender Factor will mir ferner erscheinen, dass in den Nektarien, wie ich wiederholt nachweisen konnte,[2]) gegen Ende der Absonderung hin die Menge der ausgegebenen Glycose über die Disacharide überwiegt, ja, dass schliesslich nur Glycose ausgegeben wird.[3]) Bei der Umsetzung von Rohrzucker in Glycose steigt der osmotische Wert der betreffenden Lösung auf das Doppelte.[4]) Es kann also ein beträchtlicher Theil der Spaltungsprodukte bereits von der Pflanze nach innen abgeführt werden, während noch immer die Absonderung in gleicher Weise andauert.

Die wenigen erwähnten Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, wie nur in einem ganz bestimmten Lebensalter das Nektarium activ thätig sein kann und wie die mit dem Alter wechselnde innere Veranlagung für die Secretion von grösster Bedeutung ist.

---

1) Bonnier, l. c. Analysen pag. 193.

2) cf. auch Bonnier, l. c. pag. 194—196.

3) Anm.: Wahrscheinlich wird ein Theil des Rohrzuckers gespalten; Acton (Annals of Botany 1888, II, pag. 62) bestreitet dies, doch entbehren die mikrochemischen Reactionen auf Dextrin der Zuverlässigkeit.

4) Pfeffer, Plasmahaut und Vacuolen 1890 pag. 325.

Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Secretion.

Obschon sich extraflorale Nektarien an zahlreichen Pflanzen vorgebildet finden, ist die Zahl der Gewächse, wo diese Organe im Freien wirklich zur Function gelangen, schon geringer. Besonders aber ist die Anzahl der Tage, an denen die äusseren Umstände, die unbedingt nothwendig sind, um eine Secretion einzuleiten, alle günstig zusammentreffen, für viele Pflanzen eine nur beschränkte. Bei einem Blick auf diese allgemeinen Bedingungen, unter denen die Pflanzen die Nektarabscheidung aus den fertig vorgebildeten Organen beginnen, fiel alsbald in die Augen, dass für die meisten Pflanzen ein gewisser Feuchtigkeitsgehalt der Luft nothwendig ist, um eine sichtbare Nektarabsonderung hervorzubringen. Mit der Bedeutung, die diese Luftfeuchtigkeit für die Secretion hat, will ich mich zunächst etwas eingehender beschäftigen.

Im Freien konnte ich feststellen, dass solche Pflanzen, die an sich eine starke Tendenz zur Absonderung haben, wie Prunus Padus und Prunus avium, bei warmen, trockenem Wetter noch reichlich absondern, so lange sie in voller Entwickelung stehen, trotz der starken Transpiration, während gleichzeitig Prunus virginiana, Sambucus racemosa, Vicia Faba und viele andere sofort die Secretion einstellen. Die Art wie im Freien, stets unter der Voraussetzung mittlerer Feuchtigkeit, bei guter Temperatur und Belichtung die Absonderung erfolgt, stellt eine ununterbrochene Reihe mit allen Uebergängen dar, in der sich die individuellen Eigenthümlickeiten der betreffenden Pflanzen wiederspiegeln. Viburnum Opulus, Impatiens parviflora, wurden niemals secernirend gefunden, Prunus Amygdalus, P. virginiana, Catalpa syringaefolia, Populus balsamifera, Sambucus nigra nur in höchst seltenen Fällen, Prunus Padus und Sambucus racemosa häufiger, Prunus avium fast immer; zwischen ihnen liegt die grosse Zahl der übrigen beobachteten Pflanzen mit mehr oder minder grosser Secretionsfähigkeit. Dennoch kommt es bei den extrafloralen Nektarien nie zur Ausscheidung solcher Mengen von Zucker, wie ich sie bei einzelnen Blüthennektarien in der weit beschränkteren Zeit ihrer Thätigkeit beobachten konnte; z. B. ist bei Ribes rubrum der Blüthenkelch bei feuchtem Wetter bis zum Ueberlaufen voll Nektar, bei Iris Güldenstaedtiana sah ich sogar aus dem in den Septen herabgelaufenen Nektar Zucker auskrystallisirt. Den verhältnissmässig meisten Nektar sondert wohl von allen extrafloralen Nektarien unserer Klimata Prunus Padus ab. Trotz aller Unterschiede in der Schnelligkeit der Absonderung unter gleichen Bedingungen trat doch im Freien unver-

kennbar eine Vermehrung der absondernden Nektarien nach vorangegangenem Regen zu Tage, ebenso wie sich die Menge der Absonderung an heissen Tagen am frühen Morgen in der relativ feuchteren Luft am ergiebigsten zu gestalten pflegte, während sie gegen Mittag meist beträchtlich kleiner war.

Es galt nun, den Einfluss der Feuchtigkeit auf die Absonderung der extrafloralen Nektarien, der durch die erwähnten Beobachtungen im Freien dargethan wurde, experimentell näher zu untersuchen und auch festzustellen, inwieweit der Nektar nach Entfernung vom Nektarium neu geschaffen wird.

Ich bediente mich nach dem Vorgange Bonnier's und Wilson's hierbei bis zur halben Höhe mit feuchtem Fliesspapier ausgelegter, grosser, tubulirter Glocken, die unten auf einem Teller standen, so dass der untere Rand mit Wasser gesperrt werden konnte, während durch den Wattepfropfen im Tubus genügend die Luft sich erneuerte. In diese Glocken, in denen die Luft nahezu dampfgesättigt war, wurden die abgeschnittenen Pflanzentheile in Wasser stehend, oder die ganzen Töpfe gebracht. — In anderen Fällen wurden, um die störenden Einflüsse des Wundreizes und des veränderten Stoffwechsels in abgeschnittenen Zweigen zu umgehen, im Freien junge Aeste von Sambucus racemosa, Prunus avium und Viburnum Opulus in oben und unten offene Glasröhren gebracht, die am hinteren Ende durch einen in zwei Hälften gespaltenen und durchbohrten Kork, vorn durch einen, behufs reichlicher Communikation mit der Luft, mit einer 1 dm langen Glasröhre versehenen Kork, geschlossen wurden.

Zum Nachweis des Zuckers, der theils als Sacharose, theils als Glycose auftritt, wandte ich das folgende Verfahren an: Die Zuckerlösung wurde direct vom Nektarium in ein Capillarröhrchen aufgesogen, das in der Mitte etwas aufgeblasen war. Es gelang so ohne Verlust selbst der geringsten Nektartröpfchen habhaft zu werden; das Aufsaugen erfolgt ohne Hilfsmittel durch die Capillarität des Röhrchens. In erwärmte, frisch bereitete Fehling'sche Lösung eingetaucht, saugten die Röhrchen eine gewünschte Menge von dieser nach, wurden beiderseits abgeschmolzen und durch Kochen im Wasserbade die Ausfüllung des Zuckers erreicht. In allen Fällen bediente ich mich dieses Verfahrens, um die An- oder Abwesenheit von Glycose festzustellen.

Bei sämmtlichen Pflanzen zeigte sich nun im feuchten Raum unter dem Einflusse der gehemmten Transpiration eine vermehrte Nektarabscheidung.

Eine wesentliche Vermehrung der Absonderung, die hier auch bei mässiger Luftfeuchtigkeit im Freien beginnt, trat z. B. ein bei fast sämmtlichen Prunusarten als: Prunus Padus, P. laurocerasus, P. acida, P. avium, bei Passiflora coerulea, Sambucus racemosa, Catalpa syringaefolia, Paeonia officinalis u. v. a.

Wir wissen bereits aus den Untersuchungen von Bonnier,[1]) dass der grösseren Menge des Nektars in letzteren Fällen durchaus nicht immer eine Vermehrung des absoluten Zuckergehaltes im Nektar entspricht, was ich nach mehrfachen Versuchen bestätigen kann.

Es wurden im directen Sonnenlicht zwei Töpfe mit Vicia aufgestellt, der eine im dampfgesättigten Raume, der andere im Freien. Nach zwei Stunden verglich ich die Nektarmengen, die in gleich grossen Capillaren aufgefangen waren. Die Tropfen an den Nektarien der unter der Glocke befindlichen Pflanzen waren bedeutend grösser. Beide Capillaren mit Fehling'scher Lösung im Ueberschuss gekocht, zeigten annähernd die gleiche Niederschlagsmenge von Kupferoxydul. Von zwei eben die Absonderung beginnenden Zweigen von Prunus Padus wurde der eine an der Luft in Wasser gesteckt, der andere unter eine Glocke gebracht. Nach 24 Stunden war das Nektarvolum des letzteren ungefähr dreimal so gross wie das des ersteren, auch hier erwies sich aber der absolute Zuckergehalt als annähernd gleich. Analog bei Sambucus racemosa u. a.

Einerseits wurde die normale Verdampfung des Wassers an der Oberfläche der Nektarien durch den dampfgesättigten Raum verhindert und der Nektar daher verdünnter, also osmotisch weniger wirksam, während anderseits eine verstärkte Wasserzufuhr durch die Gefässbündel im gleichen Sinne wirkte. Setzte ich solche, mit verdünntem Nektar beladene Nektarien wieder gewöhnlicher Luft aus, so verdampfte ein Theil des Wassers anfangs schnell und mit zunehmender Concentration der Lösung immer langsamer, wobei sich naturgemäss die osmotische Kraft der aussen befindlichen Zuckerlösung steigern muss,[2]) während entgegenwirkend von innen durch die nun stärkere Transpiration der ganzen Pflanze eine saugende Wirkung eintritt. — Beide Kräfte halten sich schliesslich einmal das Gleichgewicht, indessen überwiegt die Absonderung, so lange die Zellen des Nektariums noch reich an osmotisch wirksamer Substanz sind. Wird diese ins Innere der Pflanze abgeführt, so tritt nicht selten sogar, wie ich später erörtern will, Resorption aufgebrachter Lösungen ein.

Während also bei herabgeminderter Transpiration die Menge des ausgeschiedenen Zuckers ziemlich dieselbe bleibt wie zuvor und nur die Wassermenge steigt, ist für die Einleitung der Absonderung, wie zahlreiche Fälle zeigen, ein möglichst hoher Wassergehalt in der Pflanze von grosser Bedeutung. Wo dieser fehlt, wie an gewelkten Zweigen, wo also jede Drucksecretion ausgeschlossen ist, konnte ich

---

1) Bonnier, l. c. pag. 187.

2) Pfeffer, Energetik pag. 266.

selbst beim nachherigen Einbringen in den Dampfraum nie den Beginn der Secretion, wohl aber ihre schwache Fortdauer, wenn sie vorher begonnen hatte, constatiren, z. B. an Zweigen von Sambucus racemosa, Prunus Padus und Prunus avium. — Noch auffälliger war, dass viele Pflanzen, die im Freien gar nicht oder nur höchst mangelhaft Zucker ausgaben, in den Glocken alsbald zu lebhafter Secretion gebracht werden konnten.[1])

Es wurden von mir zum Beginn der Absonderung gebracht, ledig-lediglich unter dem Einfluss des nahezu dampfgesättigten Raumes: Impatiens parviflora, Impatiens Sultani, Prunus Amygdalus, Prunus virginiana, Sambucus nigra, Viburnum Opulus, Populus balsamifera, Serratula lycopifolia, Acacia Lophanta. Auch bei fast allen anderen überhaupt untersuchten Pflanzen habe ich stets dieselbe lebhaft beschleunigende Wirkung auf den Secretionsbeginn, der in sehr trockener Luft überhaupt nicht erfolgt, nachweisen können, nur bei Vicia Faba und Euphorbiaceen erfolgte selbst im Dampfraum die Absonderung nur im directen Sonnen- oder stark diffusen Licht.

In vielen Fällen war die Wirksamkeit des Dampfraumes auf vorher inactive Nektarien eine überraschend schnelle, so dass z. B. Prunus Padus und P. Amygdalus unter der Glocke binnen drei Stunden zu lebhafter Absonderung gebracht wurden. Ebenso wie durch den Dampfraum eine Auslösung des Secretionsvorganges bei jungen Nektarien in turgescenten Pflanzen erfolgt, blieben auch ältere Nektarien über die gewöhnliche Dauer der Absonderung hinaus in den erwähnten Röhren im Freien lebensthätig, ja es liessen sich auch bereits im Freien nicht mehr absondernde Nektarien von Prunus Padus durch Einbringen in die Glocken alsbald wieder activ machen. Die Nektarien unter den Glasröhren zeigten übrigens selbst dann eine Secretion, wenn die übrigen Organe derselben Pflanze, wegen zu grosser Trockenheit, im Freien nicht sichtbar absonderten.

Entfernt man den ausgeschiedenen Nektar von einem Nektarium, so erfolgen nach meinen Untersuchungen im Dampfraum so lange neue Ausscheidungen desselben, als osmotische Substanz im Nektariumgewebe oder dessen Umgebung noch vorhanden ist, oder sich neu bilden kann. So erhielt Wilson bei Prunus laurocerasus acht Tage hintereinander beim Entfernen des Nektars stets die gleiche Zuckermenge,[2]) weil der Zucker nach seiner Meinung durch Umbildung der Zellwände im Nektariumgewebe stets ersetzt wurde.[3]) Auch ich

---

1) cf. Bonnier pag. 178 für Floralnektarien.

2) Wilson, l. c. pag. 9 und pag. 16.

3) Wilson, l. c. pag. 9.

konnte bei Vicia, als im Freien mehrere Tage kräftiger Absonderung einander folgten, bei täglicher Wegnahme des Nektars keine Abnahme im Zuckergehalt desselben constatiren. Beseitigt man dagegen in anderen Fällen die osmotische Substanz, die nicht immer so leicht regenerirbar ist, durch Waschen völlig, so bleibt die Absonderung aus.[1]) Ein solcher Fall liegt auch bei Aufrecht[2]) vor, der für die Nektarien von Impatiens glandulifera zwar noch eine mehrfache Wiederholung der Wasserausscheidung unter Mitwirkung der Transpirationshemmung erhielt, aber keinen Zucker mehr nach dem Entfernen des ersten Nektars in den folgenden Absonderungen nachweisen konnte. Auch bei Impatiens parviflora blieb mein Versuch, durch Waschen die Secretion zu sistiren, erfolglos. Wir haben es eben bei Impatiens der physiologischen Verrichtung nach mit Uebergangsformen zwischen typischen Nektarien und Hydathoden zu thun, und es erscheint deshalb wohl möglich, dass hier im Dampfraum auch nach Entfernung des osmotisch wirksamen Zuckers eine active Wasserauspressung an den Nektarien zu Stande kommt.

Umgekehrt habe ich an den untersten drei Blattzahnpaaren von Impatiens parviflora in der Wasserausscheidung wiederholt geringe Mengen reducirenden Zuckers nachgewiesen, auch äusserlich zeigen diese Blattzähne noch eine den Nektarien ähnliche Gestalt, aber es ist erfolglos, durch Waschen hier die Secretion sistiren zu wollen. — Als Beispiele dienen folgende Versuche:

1. Prunus laurocerasus.

1. Tag. Es wurden Zweige von Prunus laurocerasus in den feuchten Raum gebracht. Nach sechs Stunden waren zahlreiche Nektarien activ. Den Nektar entfernte ich mittelst Capillarröhrchen. Derselbe enthielt reichliche Mengen Zucker.

2. Tag. Zahlreiche Nektarien wiederum voll Nektar, der reichlich Zucker enthielt.

3. Tag. Dieselben Nektarien, deren Nektar entfernt war, sind mit zuckerhaltigem Nektar gefüllt. Das Nektarvolum ist zum Theil geringer.

5. Tag. Dasselbe.

2. Vicia Faba.

Zwei Töpfe mit Viciapflanzen in das helle Sonnenlicht gebracht. Nachmittags von sämmtlichen activen Nektarien den Nektar entfernt mittelst Capillare.

---

1) Wilson, l. c pag. 17, III.

2) Aufrecht, l. c. pag. 21.

2. Tag. Die reichlich gegossenen Töpfe haben im Lichte ebenso wie gestern abgesondert. — Nektar stark zuckerhaltig, derselbe wird entfernt.

3. Tag. Dasselbe. Menge des Nektars etwas geringer.

4. Tag. Dasselbe. Zuckergehalt wie früher.

3. Sambucus racemosa.

1. Tag. Secretion lebhaft. Nektar stark zuckerhaltig; Nektarien sorgsam gewaschen.

2. Tag. Dieselben Nektarien wieder voll Nektar. Zuckergehalt desselben schwächer.

3. Tag. Nektarien mit weniger Nektar gefüllt, Zucker nur in Spuren vorhanden.

4. Acacia Lophantha.

1. Tag. Absonderung im Dampfraum; Nektar zuckerhaltig; Waschung.

2. Tag. Nektarien inactiv.

5. Viburnum Opulus.

1. Tag. Beginn der Secretion im Dampfraum. Nektar zuckerhaltig. Nektarien gewaschen.

2. Tag. Die gestern gewaschenen Nektarien gänzlich inactiv.

3. Tag. Ebenso.

6. Impatiens parviflora.

1. Tag. Im Dampfraum reichliche Nektarabscheidung. Zuckerhaltig. Sorgfältiges Abwaschen der Nektarien.

2. Tag. Absonderung stark, Zuckergehalt derselben sehr gering.

3. Tag. Absonderung reichlich an den gestern gewaschenen Nektarien; kein Zucker mehr nachweisbar. Entfernen des Nektars mittelst Fliesspapiers.

5. Tag. Secretion vorhanden, keinen Zucker enthaltend.

Anmerkung: Bei dem Schwinden des osmotisch wirksamen Zuckers, nach mehrmaligem Abnehmen des Nektars ohne Waschen des Nektariums, ist auch als Fehlerquelle bei den Versuchen zu beachten, dass viele Pflanzen bei längerem Aufenthalte im Dampfraum krank werden und deshalb wahrscheinlich den Zucker in Folge der veränderten Stoffwechselerscheinungen anderwärts verwerthen, statt ihn zu ersetzen und weiterhin auszugeben. So sistiren sehr viele Blüthen schon nach 48 Stunden unter der Glocke die Ausscheidung, auch einige Zweige, besonders Sambucus racemosa, werfen oft am dritten oder vierten Tage die Blätter ab.

Man hat eben bezüglich der Regenerationsfähigkeit des Zuckers nach seiner einmaligen Entfernung verschiedene Typen zu constatiren; so sondern z. B. Prunus laurocerasus und Cassia neglecta[1]) selbst nach häufigen Waschungen noch Zucker ab, besitzen also in hohem Grade die Fähigkeit, denselben zu regeneriren. Sambucus racemosa

---

1) Schimper, Botanische Mittheilungen aus den Tropen. Bd. I Heft 1 pag. 72.

und Vicia Faba erfordern nach meinen Versuchen eine bis drei Waschungen, während bei Prunus Padus, Acacia Lophantha und Viburnum Opulus, sowie bei den meisten Floralnektarien eine Waschung und Abtrocknung oft jede weitere Absonderung im Dampfraum sistirt, es sei denn, dass man sie künstlich durch Aufbringen einer schwachen osmotisch wirksamen Lösung, z. B. von Traubenzucker, zu erneuter Secretion bringt.

Die Versuche zeigen, dass auf die wiederholte Ausscheidung des Zuckers die Feuchtigkeit ohne wesentlichen Einfluss ist, vielmehr liegt es bei den extrafloralen Nektarien in der Eigenart der betreffenden Pflanze, ob der entfernte Zucker überhaupt ersetzt wird oder nicht.

Aus dem Umstand, dass selbst nicht mehr turgescente Pflanzen die Absonderung fortsetzten und durch die Möglichkeit mit Hilfe des Auswaschens die Secretion sistiren zu können, ging für viele, von mir soeben näher gekennzeichnete Pflanzen mit Sicherheit hervor, dass es sich bei der Wasserversorgung ihrer Nektarien, sobald die Secretion einmal eingeleitet war, um einen rein osmotischen Vorgang handelt. Dennoch versuchte ich auch den etwaigen Einfluss des Wurzeldruckes auf die Secretion dieser Pflanzen durch Einpressen von Wasser nachzuweisen. Die Resultate waren wie die Wilson's stets gänzlich negativ. — Als Object dienten frische Zweige von Sambucus racemosa, es trat im Dampfraum, in dem sich ein nicht unter Druck befindlicher Zweig zum Vergleich befand, selbst nach 40 Stunden keine stärkere als normale Absonderung ein!

Nicht unerwähnt sollen hier die Versuche Büsgen's[1]) bleiben, der für das eingedickte Excret der Blattläuse den Mangel der osmotischen Wirksamkeit desselben nachwies. Meine analogen Experimente mit Zuckerlösungen an den Blättern verschiedener Landpflanzen hatten insofern ein ähnliches Resultat, als es mir nicht gelang, durch die Cuticula weder der Blattober- noch der Blattunterseite eine Resorption verdünnter Zuckerlösungen zu constatiren. Um so lebhafter muss ich mich gegen seine Behauptung, die Wilson'schen Versuche mit floralen und extrafloralen Nektarien besässen keine Beweiskraft und seien bedeutungslos, wenden. Zunächst zeigt gerade das von Büsgen für seine Versuche gewählte Object, Prunus laurocerasus, die Vorgänge der Secretion besonders verwickelt, weil hier, wie Wilson[2]) selbst feststellte, eine dauernde Regeneration des Zuckers die Sistirbarkeit

---

1) Büsgen, Der Honigthau. Jena 1891, bei Fischer.

2) Wilson, l. c. pag. 9.

der Secretion durch Waschen beeinflusst. Man kann aber bei anderen Objecten sehr wohl, wie meine zahlreichen Versuche bestätigen, mittelst verdünnter, d. h. 1—5 proc. Zuckerlösung, vorher gewaschene Nektarien zum Wiederbeginn der Secretion bringen, während in demselben Dampfraum gleichfalls gewaschene Controlexemplare trocken bleiben.[1]) Für so schwache Salszlösungen kommt aber die hygroskopische Anziehungskraft, durch die Wilson getäuscht worden sein soll, nicht in Frage.[2]) Büsgen hält nicht genügend den Beginn der Secretion[3]), d. h. die Schaffung und Ausgabe der osmotisch wirksamen Substanz und ihre spätere mechanische Wirkung aus einander.[4]) Ausserdem sprechen die schon erwähnten vielen Fälle, in denen es mir gelang, endgiltig durch Waschen und Abtrocknen die Secretion zum Stillstand zu bringen, auch gegen Büsgen.

Es wurde bisher gezeigt, dass in einem gewissen activen Zustand der Pflanze bestimmte Zellgruppen osmotisch wirksame Substanzen absondern, resp. sich in solche umwandeln. Nehmen wir diese Stoffe zunächst als gegeben hin, so erwies sich je nach dem grösseren oder geringeren Feuchtigkeitsgehalt der Luft die Secretionsmenge verschieden, da bei gehemmter Transpiration der osmotische Widerstand derjenigen Zellen, denen Wasser entzogen wird, infolge des dann waltenden Wasserreichthums, sinkt und das Nektarvolumen steigt, während bei starker Transpiration das Nektarvolum gering ist, aber infolge der hohen Zuckerconcentration aussen der Nachstrom von Wasser erleichtert ist, trotzdem die inneren Zellen dann höhere osmotische Spannung aufweisen.

Zur Illustration diene noch folgende Beobachtung: Drei Töpfe mit gleichaltrigen Pflanzen von Vicia Faba wurden bei demselben starken, diffusen Licht, mit vereinzelten Sonnenblicken, auf die Terrasse des Gewächshauses gebracht. Topf *a* war sehr trocken gehalten und zeigte innerhalb drei Stunden keinerlei Nektarabsonderung. Topf *b* wurde schwach begossen — die obersten Nektarien begannen schwach zu secerniren. — Topf *c* endlich befand sich unter einer Dampfglocke, — seine sämmtlichen Nektarien waren lebhaft activ.

In diesem Sinne wirkt auch bei Trockenheit eine Verringerung der Transpirationsfläche, soweit dadurch nicht der Ernährungszustand

---

1) cf. dagegen Büsgen pag. 32 und 33 und Gardiner, Proceedings of the Cambridge philos. soc. 1885, V, pag. 35.

2) Pfeffer, Physiol. I. Bd. II. Aufl. pag. 144.

3) Büsgen, l. c. pag. 32.

4) Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze pag. 267.

der Pflanze direct beeinflusst wird, begünstigend auf die Absonderung des Nektars.

Als Object dienten Töpfe mit gesunden, 14 Tage alten Vicia Faba-Pflanzen. Bei einigen Exemplaren waren in früher Jugend die Hauptblätter entfernt worden, wodurch die Stipulae eine etwas über normale Grösse erreicht hatten. Beide sehr trocken gehaltenen Töpfe wurden der Sonne ausgesetzt, ohne Dampfraum. Nach zwei Stunden hatten nur die Nektarien an den der Hauptblätter beraubten Exemplaren abgesondert. Ganz analog sonderten bei feuchtem Wetter die Nektarien an denjenigen Zweigen von Sambucus racemosa und S. nigra, die man ihrer Blätter beraubt hatte, reichlicher und eher Flüssigkeit ab, als die übrigen.

Fassen wir die Resultate aller Beobachtungen und Versuche über den Einfluss der Feuchtigkeit auf die Nektarabsonderung kurz zusammen, so ergibt sich, dass durch die gesteigerte Luftfeuchtigkeit und die mit ihr verbundene Transpirationshemmung die Wassersecretion wesentlich beschleunigt wird, während die ausgegebene Zuckermenge nicht erheblich schwankt. Für den Beginn der Nektarsecretion erwies sich die Luftfeuchtigkeit als unbedingt nöthig; nur in voll turgescenten Pflanzen beginnt die Secretion. — Im feuchten Raum kehrt in bestimmten Fällen nach dem Abwaschen des Zuckers die Secretion des letzteren wieder, wenn noch genügend davon in den angrenzenden Zellen des Nektariumgewebes zur Verfügung steht. — Häufig ist durch Abwaschen des osmotisch wirksamen Körpers die Secretion ganz sistirbar; die Wasserversorgung muss also bei diesen typischen Nektarien nur auf plasmolytischem Wege erfolgen. In anderen Fällen wird der ausgegebene Nektar zuckerärmer, ja es gibt Uebergänge zu echten Wasserspalten, die noch eine Wassersecretion nach dem Entfernen des osmotisch wirkenden Körpers zeigen (Impatiens), wo also normal neben der plasmolytischen Secretion eine Drucksecretion vorhanden sein muss.

Einfluss des Lichtes auf die Nektarabsonderung.

Nachdem wir die Bedeutung der Luftfeuchtigkeit als generelle Bedingung für die Secretion des Nektars kennen gelernt haben, wollen wir die Wirkungen des Lichtes auf diesen Vorgang untersuchen.

Es kommt hierbei darauf an, zu entscheiden, ob wir es mit einer directen Beeinflussung durch das Licht oder mit einer indirecten, durch Störungen in der Ernährung infolge Lichtmangels hervorgerufenen, zu thun haben. Die Untersuchungen werden zeigen, dass beide Factoren, jeder für bestimmte Fälle, in Betracht kommen.

Bei einer Betrachtung der Nektarien im Freien unter dem Gesichtspunkte, ob die Unterschiede von Tag und Nacht sich auf die

Absonderung geltend machen, wird man für die bei weitem meisten extrafloralen zu keinem bestimmten Resultate kommen. Allerdings hat Bonnier[1]) für florale Nektarien eine Steigerung des Nektarvolumens während der Nacht constatirt und eine beträchtliche Abnahme während des Tages festgestellt. Dieser im Freien angestellte Versuch sagt uns indessen, wegen der Menge der bei der Absonderung betheiligten Factoren, nichts über den directen Einfluss des Lichts, sondern man könnte ebensogut annehmen, dass in der Nacht ein Stillstand in der Secretion eintritt, der aber durch die herabgesetzte Transpiration infolge feuchterer Aussenluft ausgeglichen, ja sogar in das Gegentheil verwandelt wird. Es musste also auch hier hauptsächlich auf experimentellem Wege versucht werden, Klarheit über diese Verhältnisse zu erlangen. Was zunächst den Beginn der Secretion betrifft, so konnte ich, analog den Versuchen Wilson's[2]), bei den von mir untersuchten floralen und den meisten extrafloralen Nektarien keinen Unterschied zwischen hellem und dunklem Raum gewahren. Sind die Nektarien einmal in dem Stadium, wo sie gewöhnlich infolge innerer Disposition ihre Thätigkeit beginnen, so genügt eben der Anstoss der Feuchtigkeit unter der Glocke, um sofort den Zucker nach aussen gelangen zu lassen, womit die Vorbedingungen für eine dauernde Secretion erfüllt sind.

Zum Verdunkeln dienten mir bei meinen Versuchen lichtdichte, grosse Pappcylinder, in die die Pflanzen oder Zweige theils unter feuchter Glocke, theils ohne solche eingeführt wurden. Jedesmal befand sich ein möglichst ähnliches Controlexemplar am Licht unter sonst gleichen Bedingungen wie das verdunkelte. — Die Blüthennektarien von Fritillaria imperialis, Fritillaria Meleagris, Chionodoxa Luciliae, Ribes sanguineum, Rosa-Arten, Philadelphus coronarius, Helleborus-Arten und die extrafloralen Nektarien von Prunus Padus, Prunus laurocerasus, Sambucus racemosa, Paeonia officinalis, Serratula lycopifolia, Viburnum Opulus etc. beginnen die Absonderung genau so im Dunkeln wie im hellen Licht; sogar für Acacia Lophanta konnte ich, im Gegensatz zu Wilson, den Beginn der Absonderung unter verdunkelter, feuchter Glocke constatiren. — Lebhaft active Nektarien von Sambucus racemosa stellten, nach einer Waschung und Abtupfen mit Fliesspapier, im dunkeln Dampfraum ebenfalls nach 24 Stunden die Absonderung wieder her. — Nur für die Nektarien von Vicia Faba und die an den Cyathien der Euphorbiaceen zeigte sich helles Sonnenlicht als eine unerlässliche Bedingung für irgendwelche Absonderung, hier ist demnach eine directe Beeinflussung derselben durch das Licht als auslösender Reiz vorhanden. —

---

1) Bonnier, l. c. pag. 162.

2) Wilson, l. c. pag. 14.

Es hatte also zunächst den Anschein, als ob das Licht überhaupt keinen Einfluss auf die meisten extrafloralen Nektarien habe. Eine fortgesetzte Beobachtung zeigte indessen, dass die Folgen der Verdunkelung sich naturgemäss alsbald für die gesammte Ernährung des Pflanzenkörpers bemerkbar machten und somit auch allmählich für die Nektarien. Nach vier- bis fünftägigem Aufenthalt im Dunkeln wurde fast allgemein die Secretion an den abgeschnittenen Zweigen eingestellt, wobei allerdings gewöhnlich die ganzen Zweige ein krankhaftes Aussehen zeigten und häufig die Blätter abwarfen. — Um nun näher festzustellen, ob und inwieweit es sich um eine rein locale Erscheinung bei der Absonderung der Nektarien handelt, die erst mit dem Tode der Pflanzen überhaupt aufhört oder ob der Ernährungszustand der ganzen Pflanze, respective der weiteren Umgebung des Nektariums massgebend ist, wurde eine Reihe alsbald näher zu besprechender Versuche mit Verdunkelungen von einzelnen Sprosstheilen unternommen, deren Resultat zeigte, dass allerdings in dem einmal vorgebildeten Nektarium local sich der Zucker anhäuft oder bildet und zunächst trotz der gehemmten Assimilationsthätigkeit nicht nach innen absorbirt werden kann, selbst bei ziemlichem Mangel in der Pflanze. Erst in einem viel späteren Entwickelungsstadium des Pflanzenlebens tritt hierin eine bemerkenswerthe Aenderung fast allgemein ein.

Wurden die jungen Nektarien allein verdunkelt, so ergab sich, dass bei allen Nektarien, die im Dunklen die Absonderung anfangen, durchaus unabhängig vom Licht die Anhäufung des Zuckers stattfindet und sie die Secretion beginnen, selbst wenn sie von früher Jugend an verdunkelt gewesen sind.

Es wurden ganz junge Nektarien von Prunus Padus und Sambucus racemosa sorgfältig mit Stanniol und schwarzem Papier darüber umhüllt, während ich den übrigen Sprosstheil unbedeckt liess; ich konnte, wenn ich nach etwa 14 Tagen die Hülle entfernte, entweder sofort eine normale Abscheidung des verdunkelt gewesenen Nektariums nachweisen, oder aber sie liess sich am abgeschnittenen Zweig alsbald im feuchten Raume hervorrufen.

Ebensowenig hinderte ein andauerndes Verdunkeln der gesammten Sprossgipfel oder der Blattorgane, an deren Basis die Nektarien stehen, den Beginn der Secretion an den entsprechenden Nektarien. Wir haben es hier anscheinend mit einer correlativen Wirkung zu thun, so dass die jungen noch unausgebildeten Nektarien trotz des Dunkelwachsthums und Nahrungsmangels in ihrer nächsten Umgebung zur Entwickelung und zum Secretionsbeginn gelangen, weil die übrigen Theile der Pflanze normal assimiliren. —

An Exemplaren von Prunus Padus, Prunus avium, Sambucus racemosa, wurden im Freien junge, wachsende Sprossgipfel ganz und gar verdunkelt, oder aber es wurden die einzelnen Blattflächen verdunkelt und die Nektarien allein dem Licht ausgesetzt. Dies geschah durch sorgfältiges Einpacken in doppelte Bogen Stanniolpapier und darauf folgendes Umhüllen mit schwarzem Papier. In anderen Fällen wurde der Spross sorgsam durch eine kleine Oeffnung in ein aus zwei dicht übereinander greifenden Hälften bestehendes Pappkästchen gebettet, das analog wie die früher beschriebenen Glascylinder mittelst Draht an dem nächsten Hauptast oder einer Stütze befestigt war, und dessen untere Oeffnung lichtdicht, mit Watte um den eingeführten Spross herum, verschlossen war. Die Sprosse wurden vierzehn Tage bis drei Wochen in diese Dunkelkästen hinein wachsen gelassen, dann abgeschnitten und unter verdunkelte Glocken gebracht. In allen diesen Fällen wurde alsbald an den verdunkelt gewesenen Objecten eine Absonderung der Nektarien, die bisweilen etwas schwächer als normal war, festgestellt. Dieselbe erwies sich stets als zuckerhaltig.

Eine andere Versuchsreihe bestand darin, dass ich an abgeschnittenen Zweigen von Viburnum Opulus und Prunus Padus die Blattflächen kurz über den Nektarien entfernte. Die Nektarien blieben, unter die Glocke gebracht, zwei Tage lang ebenso activ, wie an normalen Blättern, alsdann zeigte sich eine Differenz im Nektarvolum zu Gunsten der letzteren. Die gleiche Unabhängigkeit der Zuckersecretion von der Thätigkeit der benachbarten Blattorgane zeigt folgender Versuch: Es wurden an einem Sprossgipfel von Sambucus racemosa die Blätter abgeschnitten und die jüngeren Blätter in der Nähe des Vegetationspunktes sorgfältig herauspräparirt, dazu schliesslich auch die dann austreibenden achselständigen Knospen stets entfernt und von Zeit zu Zeit die Nektarien untersucht. Meist wurden sämmtliche Nektarien activ befunden. —

Es zeigte sich an diesen Zweigen sogar, ähnlich wie bei den früher beschriebenen Stipulis an Vicia Faba, selbst im Freien eine leichtere Secretionsfähigkeit, als bei Nektarien auf normalen Zweigen. Diese Erscheinung der stärkeren Secretion erklärt sich nur durch die Verminderung der Transpirationsfläche. Nicht als eine Wirkung des Sonnenlichts, sondern auch nur als indirect mit der Isolation zusammenhängend aufzufassen ist auch die öfter beobachtete Thatsache, dass bei starkem Sonnenschein Sambucus racemosa nur an den unteren beschatteten Aesten active Nektarien hat, während es in der Sonne, infolge zu starker Verdunstung, nicht zu einer sichtbaren Abscheidung kommt.

Alle diese Versuche sind auch geeignet, die Anschauung von dem rein mechanischen Geschehen der Wasserversorgung beim Secretionsvorgang, so lange man nur die im Nektarium selbst gebildete geringe Zuckermenge als zur Verfügung stehend annimmt, zu unterstützen, da sie eine gewisse Unabhängigkeit der Nektarien von den Nahrungs-

verhältnissen in ihrer nächsten Nähe darthun. Noch schlagender geht dies jedoch aus dem Folgenden hervor, wo jede Zufuhr von Zucker aus der Ferne ausgeschlossen erscheint und einzig der im Nektarium angehäufte Zucker zur Verfügung steht:

Junge Nektarien von Prunus Padus, Prunus avium und Viburnum Opulus wurden der Blattflächen beraubt und mit dem Blattstiel, die von Sambucus racemosa, die am Stengel sitzen, mit einem etwa 2 cm langen Sprossstück, in eine Schale mit feuchtem Sand so eingestellt, dass die Nektarien etwa 1 cm über den Sand hervorragten. Diese Schale wurde unter eine feuchte Glocke gestellt. Es zeigte sich allgemein nach einigen Stunden, spätestens nach einem Tage, der Beginn der Secretion, die andauernder war, als bei den im Dampfraum leicht erkrankenden ganzen Zweigen, denn bei Sambucus konnte nach vier, bei Prunus Padus nach sieben Tagen noch zuckerhaltiger Nektar nachgewiesen werden. —

Aus dem Vorhergehenden liess sich in erster Linie eine gewisse Indifferenz gegen das Licht bei den meisten extrafloralen Nektarien entnehmen, jedenfalls trat eine schädigende Wirkung der Verdunkelung nur indirect und verhältnissmässig sehr langsam ein. Ganz anders verhält sich das mit den Nektarien einiger Arten, wo zum Erwecken der Secretionsthätigkeit das directe Licht als ein ganz bestimmter äusserer Reiz in Frage kommt. Darwin wies zuerst darauf hin,[1]) dass die Ausscheidung des Nektars in den Blüthen von Lobelia erinus und an den Nektarien von Vicia sativa nur im directen Sonnenlicht vor sich geht. Wilson[2]) zeigte dasselbe für die Blüthen von Eranthis hiemalis und die Stipularnektarien von Vicia Faba; nach meinen Beobachtungen erwies sich, selbst bei sonst hoher Temperatur, die directe Besonnung als unbedingt nöthig, um die Absonderung bei Vicia Faba und Ricinus communis, sowie auf den Cyathien unserer Euphorbien einzuleiten. In allen diesen Fällen ist dem Licht ein directer, nicht näher zu bestimmender Einfluss, als auslösender Factor, auf die Secretion zuzuschreiben. Es ist ferner gewiss, dass hier gar keine Beziehungen zur Assimilation bestehen, wie noch ein später zu erwähnender Versuch zeigen wird.

Die Versuche mit Vicia Faba nahm ich nicht an abgeschnittenen Stengeln, sondern stets an in Töpfen gezogenen ganzen Pflanzen vor. Wurden solche Töpfe aus dem hellen Licht ins Dunkle gebracht, so fand mit Ausnahme von etwa 1 % der Versuchspflanzen selbst im feuchten Raum nie eine Ausscheidung statt. Brachte ich kräftige,

---

1) Darwin, Wirkung der Kreuz- und Selbstbefruchtung (1877) pag. 388.
2) Wilson, l. c. pag. 14.

14 Tage bis 3 Wochen alte Pflanzen in helles, aber diffuses Licht, so sonderten etwa 25 % der Nektarien ab, waren die Töpfe vorher trocken gehalten und wurden nun gegossen, so stieg die Zahl der absondernden Nektarien unter dem begünstigenden Einfluss der Feuchtigkeit auf ungefähr 50 %, im directen Sonnenlicht alsbald auf 90—100 %.

Im gewöhnlichen diffusen Licht, also z. B. an einem Tage ohne Sonnenschein, oder wenn Pflanzen in einer Entfernung von vielleicht 2 m oder mehr vom Fenster standen, fand nie eine Absonderung statt, ebenso wenig wie im Dunkeln. Wie erwähnt, kam es auch im Freien bei diffusem Licht niemals zu einer Absonderung, ebenso wenig konnte ich bei Euphorbien unter diesen Umständen den Beginn der Secretion constatiren.

So erwies sich selbst nach vorherigem Regen und bei warmer Temperatur auf einem üppig gedeihenden Viciafelde bei Kösen im diffusen Licht des bewölkten Himmels die Absonderung als äusserst geringfügig.

Brachte ich dagegen Töpfe mit kräftigen Viciapflanzen, die im diffusen Licht erwachsen waren, unter der Glocke in directes Sonnenlicht, so sonderten nach einer halben Stunde etwa ein Viertel, nach 1¼ Stunde etwa die Hälfte, nach drei Stunden fast alle Nektarien ab. Diese Absonderung trat nur etwas langsamer stets, auch ohne Glocke, im directen Licht ein, trotz der bei directer Beleuchtung erheblich gesteigerten Transpiration der Pflanzen.

Versuch.

Zwei Töpfe mit je fünf drei Wochen alten Vicia Faba-Pflanzen werden von der Hinterwand des Gewächshauses ins helle Sonnenlicht gebracht. Topf *a* unter feuchter Glocke, Topf *b* im Freien: — Nach 15 Minuten etwa sechs Nektariumpaare an Topf *a* activ, Topf *b* = 0. — Nach 75 Minuten: 10 Nektariumpaare am Topf *a*, zwei Paare an *b* activ. — Nach drei Stunden: alle Paare bis auf fünf an *a* und 14 Paare an Topf *b* (etwa 60 %) activ. —

Setzt man völlig erwachsene, etiolirte Pflanzen dem Licht aus, so dauert es einige Tage, ehe die Nektarien gleichzeitig mit dem Ergrünen der Blätter activ werden; häufig gehen dann diese Pflanzen zu Grunde. — Eine seltsame Ausnahme, die wahrscheinlich Wilson bei seinen Versuchen entgangen ist, die sich aber bei über 20 von mir angestellten Versuchen fast stets wiederfand, stellt die Nektarabsonderung an etiolirten Pflanzen von Vicia dar. Ich finde keine andere Erklärung für diese, in weit beschränkterem Maasse als unter normalen Verhältnissen auftretende Absonderung, als die, dass zeit-

weilig die innere Disposition zur Secretion in der Pflanze so mächtig werden kann, dass sie die Secretion bewirkt, trotz des Mangels der sonst nöthigen äusseren begünstigenden Einflüsse.

Unteruchte ich 8—14 Tage nach der Aussaat solche etiolirt wachsende Pflanzen, so fand sich, auch wenn ich sie unter feuchter Glocke hielt, nie eine Secretion. Nach drei Wochen aber, wo die etiolirten Pflanzen ihre höchste mögliche Entwickelung erreicht zu haben scheinen, also vom 20.—25. Tage nach der Aussaat, sah ich fast auf jedem der Stipularnektarien, sicher aber wenigstens auf einem Paar der Stipulae bei jeder der ganz vergeilten Pflanzen ein kleines Nektartröpfchen. Die Nektarmenge überschritt nicht die Ausdehnung der durch einen matten Fleck oder ein rothes Saftmal gekennzeichneten Nektarien. Bei näherer Untersuchung erwies sich diese Absonderung stets als schwach zuckerhaltig. Diese Secretion wird wesentlich gefördert, wenn man den Topf um die angegebene Zeit feucht hält. — Acht Tage später sind die etiolirten Pflanzen gewöhnlich abgestorben. —

Wurden einige Nektarien an Vicia-Pflanzen verdunkelt, und die übrigen Nektarien dem Licht ausgesetzt, so fand alsbald eine Absonderung sämmtlicher Nektarien einschliesslieh der verdunkelten statt, wie folgender, stets mit gleichem Resultate wiederholter Versuch zeigte:

Mehrere Töpfe mit kräftigen Pflanzen von Vicia Faba wurden in directes Licht gebracht. In jedem Topf war von einer oder mehreren Pflanzen ein Sprossstück, das zwei Blattpaare mit den entsprechenden Nebenblätterpaaren trug, sorgfältig in der früher beschriebenen Weise in ein Dunkelkästchen geleitet worden. Von den Töpfen wurden einige direct im Freien, andere unter feuchten Glocken dem hellen Sonnenschein ausgesetzt. In kurzer Zeit waren an allen Pflanzen sämmtliche Nektarien in Thätigkeit, auch die auf den verdunkelten Stipulis zeigten eine normal reichliche und zuckerhaltige Absonderung.

Es findet also eine deutliche Correlation zwischen dem durch das Licht auf die ganze Pflanze ausgeübten Reiz und den von ihm nicht getroffenen Nebenblattpaaren statt. Ueber die ganze Kette der Vorgänge von der Perception des Reizes an bis zur sichtbaren Absonderung an den unbelichteten Stipulis wissen wir nichts Näheres.

Wilson[1]) hatte festgestellt, dass bei Vicia Faba die Secretion der Nektarien im hellen Licht selbst dann erfolgt, wenn der Pflanze nicht die zur Assimilation nöthige Kohlensäure geboten wird. Bei meinen analogen Versuchen zeigte sich nun jedesmal, dass die Pflanzen trotz achttägigem und längerem Aufenthalt in dem kohlensäurefreien

---

1) Wilson, l. c. pag. 15.

Raum, d. h. also in einem durch die Sistirung der Assimilation hochgradigen Hungerzustand — ans Licht gebracht — stets alsbald die Secretion begannen. Bei einem Verweilen von drei Wochen und länger ohne Kohlensäure zeigten die Pflanzen Krankheitserscheinungen und sonderten alsdann nicht mehr am Licht ab.[1]) Man sieht aus diesem Ausschalten des zur Ernährung nöthigsten Factors, dass, obschon bekanntlich die Zuckerproduktion von der Kohlensäurezersetzung abhängig ist,[2]) doch zu bestimmten Zeiten in den Viciapflanzen gewisse Mengen Reservestoffe sich vorfinden, die nicht immer gleich in Angriff genommen werden, so dass selbst noch nach einiger Zeit im kohlensäurefreien Raum die Zuckerausscheidung andauert oder sogar beginnt.

Ich brachte kräftige, 14 Tage alte Pflanzen unter tubulirte Glocken, deren tubus mit einem U-förmig gebogenen Rohr verschlossen war. Das Rohr wurde mit Bimssteinstücken, die eine starke Kalilauge absorbirt hatten, gefüllt, so dass alle durch das Rohr streichende Luft ihre Kohlensäure an jene porösen Bimssteinstücke abgeben musste. Um auch die bei der Athmung ausgegebene Kohlensäure möglichst zu entfernen, wurde der Topf mit den Viciapflanzen auf eine Schale gestellt, die ebenfalls eine Kohlensäure absorbirende Kalihydratlösung enthielt. Der ganze Apparat wurde acht Tage im schwachen Licht an der Hinterwand des Zimmers aufgestellt, am neunten Tage ins Sonnenlicht gebracht. Nach sechs Stunden erwiesen sich fast sämmtliche Nektarien activ; der Nektar war zuckerhaltig.

Nachdem so klargestellt war, dass es sich um einen von der Assimilation völlig unabhängigen Reiz der Lichtstrahlen bei der Secretion von Vicia handelt, kam es darauf an, festzustellen, welchem Theile des Spectrums die nach dieser Richtung wirkenden Strahlen der Hauptsache nach zuzuzählen sind. Die Versuche ergaben, dass lediglich die gelben und rothen Strahlen die Auslösung des Secretionsvorganges bewirkten, während die blauen und violetten Strahlen, wie Dunkelheit, unwirksam sind.

Es wurden wiederholt früh um 10 Uhr Töpfe mit gleichaltrigen Viciapflanzen, die noch nie abgesondert hatten, unter doppelwandige Glocken, deren Zwischenraum mit Kalibichromatlösung bei der einen, mit Kupferoxydammoniaklösung bei der anderen gefüllt war, gebracht und nun auf der Terrasse der directen Besonnung ausgesetzt. Unter der gelben Glocke, die den Strahlen von grosser Wellenlänge, roth, orange und gelb, fast allein den Durchtritt gewährt, welch letztere

---

1) Anm. Schimper konnte dagegen für Cassia neglecta in kohlensäurefreier Luft nach wenigen Tagen aus Nahrungsmangel die Secretion (cf. Schimper, Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen pag 75) sistiren sehen.

2) Pfeffer, Physiol. II. Aufl. Bd. I pag. 300.

auch für die Assimilation der Landpflanzen besonders in Betracht kommen, war die Absonderung binnen einer Stunde fast an allen Nektarien so lebhaft, wie im freien Sonnenlicht. Hingegen zeigte sich unter der blauen Glocke, die vornehmlich die weniger brechbaren, photochemischen Strahlen des Spectrums passiren liess, fast wie im Dunkeln keine Ausscheidung der Nektarien, auch nicht bei längerer Dauer des Versuchs. Es wurden nun in einigen Fällen die Glocken am anderen Tage vertauscht; alsbald begannen die vorher trockenen Nektarien jetzt unter der gelben Glocke die Absonderung, während es fast eines ganzen Tages bedurfte, um den Nektar auf den jetzt unter der blauen Glocke befindlichen Stipulis zur Resorption zu bringen; die Umstimmung einer vorher activ gewesenen Pflanze erfolgt demnach verhältnissmässig langsamer. —

Ganz dieselben Experimente, die ich soeben für Vicia Faba geschildert habe, stellte ich mit fast ganz den gleichen Resultaten auch bei verschiedenen Euphorbiaceen, sämmtlich vom Typus unserer einheimischen Arten, an. Hierbei zeigte sich eine nicht ganz so grosse Empfindlichkeit gegen Lichtwirkungen und die Zahl der nur durch individuelle Differenzen erklärlichen Ausnahmen betrug 10 %, jedenfalls war aber auch hier der Beginn der Secretion, der auf den Cyathien gelegenen Nektarien stets von directer Beleuchtung abhängig. Man konnte in der Sonne die winzigen, einzelnen Tröpfchen mit der Lupe aus dem Gewebe hervorbrechen und zu einer einzigen, das ganze Cyathium bedeckenden Honigschicht zusammenfliessen sehen. Für Secretion der extrafloralen Nektarien von Ricinus neige ich mich derselben Ansicht von der Nothwendigkeit der Besonnung zu.

Während der Monate Mai bis Juli gelang es mir, mit Ausnahme eines kaum zu bemerkenden Falles an den Nektarien der Cotyledonen bei sehr zahlreichen cultivirten Exemplaren dieser Pflanze niemals, weder im Freien noch unter feuchter Glocke, eine Absonderung zu erzielen. Im Monat September endlich konnte ich zu Rovigno in Istrien, vielleicht unter dem Einfluss der stärkeren Besonnung, wiederholt an stark belichteten Ricinusexemplaren winzige Zuckertröpfchen auf den Nektarien sehen. Da am frühen Morgen diese Tröpfchen nicht sichtbar waren, ebenso wenig an einem trüben Tage, neige ich der Ansicht zu, dass sich Ricinus analog wie Euphorbia verhält. Von Herrn Geheimrath Pfeffer wurde mir freundlichst mitgetheilt, dass auch bei uns Ricinus endlich an schönen Septembertagen im Freien die Secretion begonnen hatte.

Alle diese zuletzt erwähnten Versuche thun wohl zur Genüge dar, dass das Licht bei Vicia Faba, bei Euphorbia und Ricinus unbedingt die Zuckerabsonderung veranlasst.

Fassen wir noch einmal die Resultate der vorliegenden Untersuchungen zusammen, so ergibt sich:

Bei den meisten extrafloralen Nektarien ist das Licht ohne Bedeutung für den Secretionsbeginn. Auch die Störungen in der Assimilation beim Verdunkeln, also indirecte Wirkungen des Lichtes, zeigen nur sehr langsamen Einfluss auf die Absonderung, denn die Secretion in den fertig vorgebildeten Nektarien erwies sich in den untersuchten Fällen als unabhängig von Ernährungsstörungen in ihrer nächsten Umgebung, der Zucker bleibt zunächst unversehrt, und somit setzt sich auch die Wassersecretion noch fort. Bei den Nektarien von Vicia Faba und Euphorbiaceen veranlasst das Licht die Secretion; im Dunkeln oder im diffusen Licht findet keine Absonderung statt. Werden bei Vicia einzelne Sprosstheile verdunkelt und die übrige Pflanze dem directen Lichte ausgesetzt, so sondern auch die verdunkelten Nektarien infolge correlativer Beeinflussung ab. Die Absonderung bei Vicia Faba erfolgt im Licht völlig unabhängig von der Assimilation. Den rothen und gelben Strahlen des Spectrums kommt allein die auslösende Wirkung bei der Secretion von Vicia und Euphorbiaceen zu.

Einfluss der Temperatur.

Als ein weiterer äusserer Factor für den Beginn der Secretion muss eine ausreichend hohe Temperatur angesehen werden. Wilson[1]) hat an Zweigen von Prunus laurocerasus gezeigt, dass bei + 4 ° C. die Secretion nur äusserst langsam und unregelmässig eintritt, während er im warmen Zimmer sämmtliche Nektarien die Absonderung alsbald beginnen sah. Ich konnte im Freien bei zu niedriger Temperatur niemals einen Beginn der Secretion beobachten, ebenso wird dann selbst an vorher activen Nektarien die Absonderung allgemein erheblich vermindert, was sich besonders auffällig bei einem Temperatursturz auf + 2 ° C. im Monat Mai zeigte. Individuell erwies sich die Temperaturgrenze, oberhalb derer die Abscheidung beginnt, naturgemäss als sehr verschieden.

So lag das Minimum für Prunus avium und Paeonia unter + 8 ° C., für Prunus Padus bei + 10 ° C. Für Sambucus racemosa etwa bei + 12 ° C., letztere Pflanze begann im Dampfraum schwach die Secretion bei + 8 ° C. Für Ricinus bei + 15 ° C., Prunus laurocerasus (Wilson pag. 14) bei + 12 ° C. — Unterhalb dieser Temperaturen konnte ich bei den besagten Pflanzen keinen Beginn der Absonderung wahrnehmen.

---

1) Wilson, l. c. pag. 23.

Sind im Mai kalte Tage mit bedecktem Himmel, so arbeiten sofort Prunus Padus und Prunus virginiana schwächer, ein Beginn der Secretion an jungen Nektarien findet dann überhaupt nicht statt. Daher erscheint mir die Angabe von Wilson,[1]) der Vicia Faba bei + 3° C. die Secretion beginnen sah, einen individuellen Ausnahmefall zu betreffen. Ueberhaupt sind solche Ausnahmen, was auch Bonnier betont, auf dem Gebiete der Nektarsecretion recht häufig. — Ganz anders gestaltet sich das Bild von den Einflüssen der Temperatur, wenn wir Zweige oder Stöcke mit bereits activen Nektarien niedererer Temperatur aussetzen. In solchen Fällen ist zwar eine Verlangsamung der Secretion zu constatiren, aber niemals ein Stillstand; bis in die Nähe des Gefrierpunktes konnte ich an Prunus laurocerasus, Acacia Lophanta und vielen andern die verlangsamte Fortdauer der Absonderung feststellen. Es ist hieraus ersichtlich, dass zum Beginn der Absonderung, d. h. zur Schaffung der extracellularen Zuckermenge, eine gewisse höhere Temperatur erforderlich ist, wie ja überhaupt mit niederer Temperatur eine Verlangsamung der Arbeit im ganzen Organismus, ganz abgesehen von den chemischen Reactionen, eintritt. Ist dagegen der osmotisch wirkende Zucker aussen vorhanden, so sorgt derselbe für den ganz mechanischen Fortgang der Secretion, und es tritt nur eine Verlangsamung in ihrer Schnelligkeit ein. Dieser geringe Einfluss, den die Temperaturschwankung auf die Fortdauer der Secretion ausübt, ist leicht erklärlich, da, wie wir aus Pfeffer's osmotischen Untersuchungen wissen,[2]) die durch Zucker entstehende osmotische Druckhöhe mit der Temperatur nur wenig schwankt, wohl aber wird bei niederer Temperatur die Schnelligkeit der osmotischen Wirkung verlangsamt. Wir haben also auch in dem Verhalten bei Temperaturwechsel einen weiteren stichhaltigen Grund für die Anschauung, dass die Wasserversorgung bei der Nektarabsonderung schliesslich rein mechanischen Gesetzen unterworfen ist, zu erblicken. —

In einen Satz gefasst ergeben die Versuche und Beobachtungen über den Einfluss der Temperatur: Die Secretion beginnt erst oberhalb einer bestimmten, für die einzelnen Pflanzen naturgemäss verschiedenen Minimaltemperatur; sind die Nektarien einmal in Thätigkeit, so setzt sich die Absonderung auch unterhalb dieser Grenze, obschon wesentlich verlangsamt, fort.

---

1) Wilson, l. c. pag. 22.

2) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen pag. 87.

Einfluss chemischer und mechanischer Reize auf die Absonderung.

Da Chloroform, Alkohol, Aether etc. in manchen Fällen bei genügender Verdünnung beschleunigend auf verschiedene Functionen des Pflanzenkörpers wirken, so wurde auch der etwaige Einfluss dieser chemischen Agentien auf die Absonderungsfähigkeit der Nektarien geprüft, wobei sich ergab, dass schwache Verdünnungen von $2^1/_2$—5 $^0/_0$ dieser Anästhetica meist beschleunigend auf die Absonderung einwirken, während höhere Concentrationen dieser Stoffe alsbald tödtlich auf die ganze Pflanze wirken.

Zweige von Sambucus racemosa, Prunus Padus und Viburnum Opulus wurden unter feuchte Glocken gebracht, unter denen sich gleichzeitig in einer Schale etwas Aether oder Chloroform befand. Es zeigte sich alsbald, dass die Zweige auf die volle Dampfspannung dieser Stoffe mit dem Tode antworteten. — Im Freien und unter der Glocke wurden Nektarien mit 20proc. Aether- oder Alkoholwasser betupft, wobei ich ebenfalls zumeist eine schädigende Wirkung auf die Nektarien feststellte. Es wurden nun noch stärkere Verdünnungen der anästhesirenden Körper mit Wasser geboten, indem ich unter die Glocken Schalen mit 5proc. Aetherwasser brachte. An den obengenannten Zweigen war nun eine deutliche Beschleunigung und Vermehrung der Secretion sichtbar. Fernerhin konnte ich z. B. schwach gewelkte Zweige schneller als im gewöhnlichen Dampfraum zur Wiederherstellung des Turgors und zum Beginn der Secretion bringen. Indessen gelang es mir nicht, einmal durch Waschen inactiv gemachte Nektarien von Viburnum Opulus zur Wiederaufnahme der Absonderung zu veranlassen, ebenso wenig wie Viciapflanzen zum Beginn derselben im diffusen Licht.

Ob es sich um eine Beschleunigung der gesammten Lebensthätigkeit der Pflanze bei dieser Aetherwirkung handelt, wie sie bei niederen Gaben von Giften allgemein verbreitet zu sein scheint, oder ob es sich um eine specifische Aetherwirkung auf die Nektarien handelt, was indessen sehr unwahrscheinlich erscheint, lasse ich unentschieden, da die ganze Wirkung auf die Absonderung nur als eine untergeordnete, secundäre erscheint.

Wieler[1]) hat ein Sistiren des Blutens bei verschiedenen in Wassercultur erwachsenen Pflanzen erhalten, wenn er osmotisch wirksame Substanzen, wie Kalisalpeter oder Glycerin, zur Nährlösung hinzufügte. Erst mit dem diosmotischen Ausgleich kehrte allmählich der normale Zustand in den Pflanzen wieder. Zu Wasserculturen von Vicia Faba wurde nun von mir gleichfalls 0,15—1,5proc. KNO^3 gefügt und die Pflanzen der Sonne ausgesetzt. Es zeigte sich ledig-

---

1) Wieler, Beiträge zur Biologie, herausgeg. von Cohn (1893) Bd. 6 pag. 52.

lich eine gewisse Verlangsamung im Eintritt der Secretion gegenüber normalen Pflanzen in Töpfen, die ich indessen zum Theil auch dem schlechteren Ernährungszustand der Pflanzen, zum Theil nur der osmotischen Wirkung des Kalisalpeters zuschreiben zu müssen glaube. Auch hier erwies sich also die Secretion genau wie bei dem vorher erwähnten,[1]) tagelang fortgesetzten Einpressen von Wasser als ziemlich unabhängig von den Druckverhältnissen im Innern der Pflanze. „In der That erscheint denn auch unter den normalen Vegetationsbedingungen für die meisten Fälle eine Bethätigung der activen Drucksecretion ausgeschlossen, und es würden dann die Nektarien gerade in der Zeit austrocknen, in der sie ökologisch wichtig sind,[2]) während wiederum in Zeiten der Wasserfülle durch die als gleichzeitig mitwirkend gedachte Drucksecretion nur ein beschleunigtes Abtropfen und somit Zuckerverlust herbeigeführt werden würde."

Fernerhin wurde von mir der Versuch einer Beeinflussung der Nektarsecretion durch mechanische Reize unternommen, ohne dass sich ein besonderer Erfolg gezeigt hätte.

Es wurden dicht unter den Nektarien Schnitte, die die zuleitenden obersten Gefässbündel trafen, geführt, oder es wurden in schon erwähnter Weise die Pflanzen der Blätter beraubt. Im letzteren Falle fand ein ruhiger Fortgang der Secretion statt, während im ersteren Falle entweder das betreffende Nektarium zu Grunde ging oder aber unter Vernarbung der Wunde seine Functionen anscheinend ungestört fortsetzte. — Im Freien bemerkte ich in Rovigno, wie die grosse Sandwespe, Pelopaeus spirifex, wiederholt die oberflächliche Schicht der Nektarien von Ricinus angebissen hatte; auch hier trat alsbald Vernarbung ein, wobei sich die verletzte Stelle nicht mehr secernirend zeigte. Ein besonderer Einfluss des Wundreizes war in keinem Falle bemerkbar. — Dass auch sonstige mechanische Reize wenig Wirkung auf die Nektarien haben, ergab sich daraus, dass die Secretion durch auf die Oberfläche gebrachte Fremdkörper, wie kleine Quarzkörnchen oder Erde, in keiner Weise beschleunigt wurde. Im Freien blieben solche Körper so lange auf den Nektarien, bis sie der nächste Regen abwusch, unter der Glocke dauerte es meist längere Zeit, bis es den reichlicheren Nektarmengen gelang, die Fremdkörper zu entfernen, bei Prunus avium, wo die Menge des Zuckersaftes meist nur gering ist, kam es oft überhaupt nicht so weit. — Ebenso wenig konnte das Streichen mit einem feinen Borstenpinsel einen Reiz auf die Nektarien ausüben. —

Dass die Sporen von Pilzen, besonders Ustilagineen und Uredineen, in der Nektarflüssigkeit keimten, konnte ich wiederholt unter der Glocke in dem verdünnteren Nektar beobachten, ob es auch in der

---

1) Wilson, l. c. pag. 11.

2) Pfeffer, Physiol. II. Aufl. I. Bd. pag. 263.

Natur unter gewissen Bedingungen, wie z. B. bei andauernder Feuchtigkeit, zur Gonidienbildung und zum Keimen parasitischer Pilzsporen, und somit zu einer Gefahr für die Pflanze kommt, konnte nicht festgestellt werden, erscheint indessen nicht unwahrscheinlich, da Büsgen[1]) für den Honigthau das Auskeimen von Botrytis-Sporen beschreibt. Nach den Arbeiten von Miyoshi[2]) würde eine solche in Nährlösung gekeimte Botrytishyphe sehr wohl zu weiterem Eindringen in die Pflanze befähigt sein.[3]) — Im Allgemeinen erwiesen sich also die angewandten mechanischen und chemischen Reize als unwichtig für die Secretion der Pflanzen.

Die Resorption.

Wir haben im Vorhergehenden gesehen, wie, nachdem einmal durch die lebendige Thätigkeit der Pflanze Zucker nach aussen geschafft wurde, der weitere Gang der Nektarausscheidung vielfach die Folge der osmotischen Wirkung ist. Wurde der osmotisch wirksame Stoff durch Abwaschen entfernt, so war auch die Secretion beendet, wenn die Pflanze nicht von Neuem Zucker nach aussen spedirte, und ganz ebenso muss eine Resorption des Zuckers nach innen die Secretion sofort beenden. Es wird die Aufgabe der folgenden Zeilen sein, festzustellen, ob die Fähigheit zur Resorption jedem Nektarium von früher Jugend auf eigenthümlich war und nur durch das Ueberwiegen des secretorischen Factors zurückgedrängt wurde, oder ob sie durch eine völlige Umstimmung in der Pflanze eingeleitet wird. — Im letzteren Falle taucht die weitere Frage auf, ob irgend welche äusseren Umstände diese Aenderung in der Thätigkeit der Pflanze herbeiführen, oder ob, wie es sich in der That erweisen wird, hauptsächlich innere Factoren es bewirken, dass der vorher aplastisch sich verhaltende Zucker nun plötzlich wieder in den Stoffwechsel gerissen wird.

Abhängigkeit der Resorption vom Licht.

Wilson[4]) hat zuerst beobachtet, dass die in der Sonne activ gewordenen Nektarien auf den Stipulis von Vicia Faba im diffusen

1) Büsgen, l. c. pag. 70.

2) Manuba Miyoshi, Ueber Chemotropismus der Pilze. Bot. Ztg. 1894 pag. 1.

3) Anmerkung: Im Gewächshaus war von dem Nektar des Cyathiums aus, Botrytis in Euphorbia Wulfeni Hoppe eingedrungen und hatte einen Theil des gesammten Blüthenstandes vollständig zerstört.

4) Wilson, l. c. pag. 15.

Licht ihren Nektar allmählich, d. h. innerhalb von drei Tagen, unter einer feuchten Glocke nach innen aufnehmen. Ich wandte mich demgemäss zuerst Vicia Faba zu und konnte im Freien beobachten, dass, wenn nach vorherigem Sonnenschein trübes Wetter eintrat, in wenigen Stunden ungefähr 50 % der Nektarien alsbald trocken wurden, ohne eine Spur erkennbaren Rückstand auf der Oberfläche des Nektariums zu zeigen. Beiläufig hatte ich schon erwähnt, dass dagegen am Licht Viciapflanzen oft selbst bei Nahrungsmangel ihren Nektar nicht resorbirten. — Bei den nun mit einer grossen Anzahl von Töpfen mit Viciapflanzen unternommenen Versuchen über den Einfluss des Lichtes auf die Nektarresorption ergab sich, dass die Nektarien von Vicia Faba und Euphorbiaceen unter dem Einfluss der Dunkelheit oder des diffusen Lichtes alsbald zur Resorption des nur im hellen Lichte ausgegebenen Nektars schreiten. Es stellte sich ferner heraus, dass nicht die Aenderung des Lichtes allein massgebend für die Resorption des Nektars sein kann, da ich im Dunkeln nach 6—12 Stunden ungefähr 20 %, im dunkeln Dampfraum etwa 40 % der Pflanzen nicht zur Resorption bringen konnte. — Vielleicht finden solche individuellen Differenzen darin ihre Erklärung, dass es sich bei Pflanzen, die nicht resorbiren wollten, meist um Exemplare handelte, die eben erst im Licht zum ersten Male abgesondert hatten, denen also ein bedeutender Vorrath an Zucker zur Verfügung stand. Ich sah dagegen stets ältere Exemplare, ins diffuse Licht gebracht, leichter zur Resorption neigen als die besagten jüngeren, wie sich auch das Alter der einzelnen Nektarien an ein und derselben Pflanze in der verschiedenen Schnelligkeit, mit der die Resorption erfolgte, wiedererkennen liess. Diese Unterschiede der einzelnen Pflanzen schwanden indessen bei längerem Aufenthalt im dunkeln Raum, nach zwei Tagen war fast allgemein ein völliges Verschwinden des Zuckers zu constatiren, wobei aber eine allzuhohe Feuchtigkeit der Absorption hinderlich zu sein schien.

Da die Pflanzen im Dunkeln an denselben Stellen den Zucker nach innen aufnahmen, an denen sie ihn im Licht nach aussen gegeben hatten, wurde versucht, ob sie auch künstlich ihnen gebotenen Zucker mitresorbiren würden. Es gelang in der That, unter dem fortgesetzten Einfluss des Lichtmangels die Viciapflanzen zur Resorption von 1—2 % Zuckerlösungen zu bringen. —

Aus der Fülle der Versuche, aus denen sich die vorstehenden Resultate ergaben, führe ich nur einige Beispiele an:

1. Viciapflanzen hatten im Freien stark am Vormittag abgesondert. Im diffusen Licht bei einer eintretenden partiellen Sonnen-

finsterniss war die Nektarmenge nach fünf Viertelstunden nur noch sehr gering.

2. Ein Topf mit Viciapflanzen im Alter von 14 Tagen hatte im Freien schwach die Secretion begonnen, nach 24 Stunden hatte er im dunkeln Dampfraum noch nicht resorbirt, ebensowenig nach 48 Stunden, erst nach 72 Stunden war der Nektar verschwunden.

3. Viciapflanzen, die soeben zum ersten Male abgesondert hatten, verdunkelte ich. Nach 12 Stunden waren 50 % der Nektarien trocken, an den oberen Stipulis noch Nektar. Nach 36 Stunden waren 90 % der Nektarien trocken.

4. Ein Topf mit 14 Tage alten Viciapflanzen wies am Licht alle Nektarien activ auf. Im diffusen Licht hatten in 16 Stunden sämmtliche Nektarien ihren Nektar resorbirt. Nunmehr auf einige Nektarien gegebene Rohrzuckerlösung war in 12 Stunden resorbirt.

5. Viciapflanzen haben am Licht im Freien secernirt. — Unter feuchter Glocke und verdunkelt, haben nach 60 Stunden 50 % resorbirt, nach 72 Stunden 70 %. — Pflanzen erkrankten.

6. An mehreren stark welken Pflanzen von Vicia, mit syrupdickem Nektar, konnte im diffusen Licht keine Resorption bemerkt werden. Nach wiederholtem Aufbringen von kleinen Tropfen Wasser auf die Nektarien erfolgte sehr langsam die Resorption.

7. Viciapflanzen, drei Wochen alt, haben am Licht reichlich abgesondert. Nach zwanzigstündigem Aufenthalt unter dem Dunkelkasten, ohne feuchte Glocke, haben sämmtliche Nektarien absorbirt.

8. Die Cyathien von Euphorbia Esula wurden bei feuchter Luft nach einem Gewitter mit einem Dunkelkasten bedeckt; sie hatten nach 20 Stunden nicht den vorher reichlich ausgeschiedenen Nektar resorbirt. — Nach vier Tagen endlich Resorption.

Die ersten Versuche mit syrupdicken Rohrzuckerlösungen verliefen resultatlos, wie sich auch höhere Concentrationen des Nektars als ein starkes Hinderniss für die Resorption zeigten, vermuthlich wegen ihres zu hohen osmotischen Werthes, weil dann vielleicht die Protoplasten der tiefer gelegenen Zellen durch die hoch concentrirte Lösung geschädigt werden würden. — Als ich aber 2—3proc. Zuckerlösungen anwandte, zeigte sich eine geringe Resorption, die durch abermaliges Aufbringen von kleinen Wassertropfen auf den syrupartigen Rückstand, der auf der Oberfläche der Nektarien geblieben war, zu einer völligen gemacht werden konnte. Bei den nun folgenden Untersuchungen wurden im diffusen Licht erwachsene Viciapflanzen mittelst kleiner Pipetten mit Tropfen einer 1—2proc. Trauben- oder Rohrzuckerlösung versehen, die genau die Grösse der Nektarien hatten. Im diffusen Licht, ohne Dampfraum, erfolgte regelmässig innerhalb von 1—2 Tagen die völlige Resorption dieser Lösungen und ich konnte von Neuem Zuckerlösung auf dieselben Nektarien bringen, wo sie alsbald ebenso resorbirt wurde wie beim

ersten Male. Im Dampfraum erfolgte, wie schon erwähnt, die Resorption langsamer, jedoch hatten unter feuchtem Glase sämmtliche Nektarien, auf welche eine 2proc. Rohrzuckerlösung gegeben war, diese in drei Tagen resorbirt.

Bei längerem Verdunkeln und bei Anwendung schwacher Zuckerlösungen erwies sich also, selbst im feuchten Raum, bei Vicia Faba der Factor, der die Resorption veranlasst, also der Lichtmangel, stärker als die Neigung zur Secretion. Somit hat man es bei dieser Pflanze in der Hand, selbst Exemplare, die anfangs keine Resorption zeigen, zur Zurücknahme des Zuckers und sogar zur Aufnahme künstlich zugeführten Zuckers durch genügend langen Aufenthalt im Dunkeln zu zwingen. Bei Euphorbien erfolgt die Resorption unter dem Einfluss der Dunkelheit weit unregelmässiger. — Dass es sich hierbei um einen durch veränderte Verhältnisse hervorgerufenen Act osmotischer Saugung nach innen handelt, ohne dass für die aufzunehmenden Stoffe das Wahlvermögen der Pflanzen in Betracht zu kommen scheint, beweist zur Genüge die Resorption von 0,5—1proc. Kalinitratlösungen, die im diffusen Licht innerhalb 24 Stunden ohne Rückstand erfolgte. — Auch Nektarien an etiolirten Exemplaren von Vicia resorbirten zumeist eine 1proc. Rohrzuckerlösung. — Unter der bereits beschriebenen blauen Glocke trat, wie im Dunkeln, bei Vicia und Euphorbia Resorption ein, selbst wenn die Glocke im directen Sonnenlicht stand.

Euphorbia, die vorher reichlich abgesondert hat, 24 Stunden unter blauer Glocke gehalten, zeigte 80 % der Nektarien trocken; unter der gelben Glocke ist die Abscheidung noch bedeutend vermehrt. — Früh 10 Uhr ein Topf mit Viciapflanzen, deren sämmtliche Nektarien am Licht soeben abgesondert haben, mit blauer Glocke bedeckt: Nachmittag vier Uhr haben 80 % der Nektarien resorbirt. —

Für die Resorptionserscheinungen bei Vicia kommt demnach in erster Linie Lichtmangel, erst in zweiter eine gewisse, vom Alter abhängige innere Disposition in Frage, die in der Beeinflussung der Schnelligkeit, mit der die Resorption erfolgt, hervortritt.

Abhängigkeit der Resorption von inneren Factoren.

Einen anderen Typus in Bezug auf die Resorption stellen alle diejenigen Nektarien dar, die auch im Dunkeln die Absonderung beginnen. Wie erwähnt, gehören hierher auch die meisten floralen Nektarien, und an diesen gelang es mir zuerst, die Erscheinungen der Resorption mit grosser Entschiedenheit eintreten zu sehen.

Philadelphus coronarius zeigt, bei feuchtem Wetter im Freien, in den eben geöffneten Blüthen reichlich Nektar auf dem Blüthenboden. Bringt man die Pflanzen unter eine feuchte Glocke, so steigert

sich die Nektarproduktion noch ganz erheblich. Ich sah nun, dass in den Blüthen während des Abblühens der Nektar völlig resorbirt wird. — Soeben aufgeblühte Knospen dagegen konnte ich unter keinen Umständen, weder im Dunkeln, noch durch Welkenlassen, zur Resorption bringen. — An der Luft wurden 1—3proc. Zuckerlösungen mit Leichtigkeit nach dem Abblühen aufgenommen. Aehnlich verhalten sich Rosa-Arten und verschiedene andere Floralnektarien. —

Es wurde nun das Verhalten der extranuptialen Nektarien von Sambucus racemosa, Prunus Padus und Prunus avium zum Gegenstand der Untersuchung gemacht. Ich konnte in den Monaten Mai und Juni bei den Prunus-Arten niemals eine Resorption bemerken, trotz zahlreicher Versuche durch Verdunkeln einzelner Zweige. Im Monat Juli wurde in mehreren Fällen die Absonderung, nachdem ich sie künstlich durch Einbringen in feuchte Glocken hervorgerufen hatte, ohne Rückstand absorbirt, sobald ich die Zweige ohne Glocke an der Luft aufgestellt hatte. Bei Prunus avium, dessen Nektarien im Freien oft stark eingedickten Zuckersaft zeigten, war die Resorption häufig durch Hinzufügen eines Wassertröpfchens erreichbar. Im Dampfraum dauerte es meist 2—3 Tage, ehe eine auf die Nektarien gebrachte 1proc. Rohrzuckerlösung von den älteren Organen — die freilich noch nicht zu alt, also bereits geschrumpft sein durften — resorbirt wurde; die jüngsten zwei Nektarienpaare konnte ich unter der Glocke meist überhaupt nicht resorbiren sehen. Weit besser zeigte Sambucus racemosa die Resorptionserscheinungen; Nektarien, die am Licht ohne Glocke resorbirten, konnten dreimal hintereinander zum Aufsaugen einer 1proc. Zuckerlösung veranlasst werden, während dies bei Prunus-Arten, wenn überhaupt, doch nur einmal gelang.

Aus den Versuchen ging hervor, dass allein mit vorgerückter Jahreszeit, also im höheren Alter, wie die Versuche übereinstimmend lehrten, die Nektarien zur Resorption disponirt sind, niemals aber, so lange dieselben noch activ thätig sind. Ich erinnere nochmals an den früheren Versuch, dass in jungen Nektarien selbst bei Nahrungsmangel die Resorption erst sehr spät erfolgte. Es gewinnt den Anschein, dass in der Jugend wohl zur Resorption Befähigung bestehen mag, aber bei weitem durch die secretorische Thätigkeit übertroffen wird. Je wasserhaltiger hierbei die zu resorbirende Lösung ist, also je weniger sie osmotisch wirksam ist, um so leichter tritt ihre Resorption ein; ganz analog, wie ich das für Vicia-Nektarien früher gezeigt habe, verhielten sich hierin auch die letzterwähnten Nektarien. —

Die Aufnahme des Zuckers in die inneren Zellen ist vielleicht durch Nahrungsmangel oder eine sonstige anderweitige Inanspruchnahme des Zuckers, z. B. zur Bildung von Winterknospen, zu erklären. Bonnier,[1]) dessen Meinung ich hier nicht ganz zustimmen möchte,

1) Bonnier, l. c. pag. 197.

meint, der Zucker werde zum definitiven Wachsthum des Blattes, an dem sich das Nektarium befindet, verbraucht. Wahrscheinlich wird zunächst aus den das Nektariumgewebe bildenden Zellen der Zucker abgeführt und schliesslich infolge der nun wirkenden osmotischen Saugung von innen auch der extracellular befindliche Zucker so weit als möglich wieder in den Stoffwechsel gerissen. Diese Abfuhr des Zuckers aus den Nektarien erscheint um so verständlicher, als mit dem Fortschreiten der Vegetationsperiode ein Vorhandensein der extrafloralen Nektarien nicht mehr nöthig zu sein scheint, was uns das Absterben dieser Organe deutlich ausspricht. Auch von der Resorption kann man mit Pfeffer[1]) sagen: „Diese Selbstregulation kommt schon darin allgemein zum Ausdruck, dass durch die Thätigkeit zugleich für die Continuität des Waltens und Schaffens gesorgt wird, dass also auch die Aufnahme und die Auswahl eines jeden einzelnen Nährstoffes durch das Bedürfniss und den Umsatz gelenkt wird.“ — Es zeigt sich auch hier, dass die Pflanze mit den veränderten äusseren Vegetationsbedingungen und inneren Factoren ihre Thätigkeit modificirt; der Zucker wird an denselben Stellen, wo er früher nach aussen gegeben wurde, jetzt nach innen aufgenommen, um anderweitig vielleicht dem Stoffwechsel dienstbar gemacht zu werden; jedenfalls schützt sich die Pflanze vor seinem völligen Verluste.

Aus den Versuchen über die Resorption geht mit Deutlichkeit hervor, wie eng die Ausscheidung von Zuckersäften, d. h. nur ihr Beginn und ihr Ende, mit dem Betriebsstoffwechsel in der Pflanze im Zusammenhang steht; die mit dem Alter der Pflanze in letzterem eintretenden Aenderungen regeln die Ausgabe und Resorption des Zuckers, da diese Schwankungen sich den osmotischen Druckverhältnissen in der Zelle mittheilen.[2]) —

Die Frage, wodurch sich der Zucker in den Drüsenzellen des Nektariumgewebes erhält und nicht früher nach innen aufgesaugt wird, erfährt eine neue Beleuchtung durch obige Betrachtung. So lange die Nektarien jung sind, erhält die Pflanze den Zucker aussen und ist fortdauernd secretorisch thätig, die Möglichkeit zur Resorption beginnt erst mit dem Alter und ist bedingt durch die Störung des osmotischen Gleichgewichts. In der nun grösseren osmotischen Wirksamkeit der inneren Zellen und der Sistirung der weiteren activen Zuckerausgabe haben wir den Grund für die Resorption zu erblicken, genau wie

1) Pfeffer, Physiologie II. Aufl. I. Bd. pag. 517.

2) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877 pag. 185.

vorher in der Anhäufung osmotisch wirksamer Stoffe im Nektariumgewebe und in ihrer Persistenz der Grund für die Secretion lag. Ein an anderer Stelle zu gebender kurzer Blick auf die hier in Betracht kommenden anatomischen Verhältnisse und die plasmolytischen Werthe einiger Nektariumzellen wird dies noch deutlicher zeigen.

Zum Schluss fassen wir noch einmal die thatsächlichen Ergebnisse aus den Versuchen über die Resorption zusammen: Bei den Nektarien, wo das Licht zum Beginn der Secretion nöthig ist (Vicia u. Euphorbiaceen), veranlasst sein Mangel die Resorption. Die Schnelligkeit, mit der dieselbe erfolgt, ist vom Alter der Nektarien abhängig. — In allen anderen Fällen ist es lediglich eine Summe unbekannter innerer Factoren, als deren Resultante wir im höheren Alter die Resorption eintreten sehen. — Ist einmal die Disposition zur Resorption vorhanden, so werden auch künstlich gelöste dünne Zuckerlösungen resorbiert. — Je verdünnter der Nektar ist, desto leichter erfolgt seine Aufnahme nach innen. — Transpirationshemmung beeinflusst die Resorption ungünstig.

Allgemeiner Theil.

Beziehungen der Nektarien zur Insektenwelt.

Nachdem wir so die Vorgänge bei der Secretion kennen gelernt haben, wollen wir noch die ökologische Bedeutung der Nectarien kurz betrachten.

Die Frage nach dem Nutzen, den die Nektarien für die Pflanze haben, wurde, wie in der Einleitung kurz erwähnt, dahin von den älteren Autoren entschieden, dass sie lediglich Excretionsorgane derselben darstellen sollten. Conrad Sprengel wies zuerst auf ihre Bedeutung als Honiglieferanten für die Insektenwelt hin [1]), wodurch zugleich der Pflanze die Kreuzbefruchtung ermöglicht würde. Sprengel's Ansichten wurden aber völlig von den späteren Gegnern unterdrückt und erst durch das Verdienst von Ch. Darwin, der richtig die Tragweite dieses Insektenbesuches für die Pflanzen erkannte und in seinem berühmten Werke „Die Befruchtung der Orchideen“ (1870) die Wirkung der Kreuzbefruchtung feststellte, wurde diese Anschauung von der Nützlichkeit der Nektarien Allgemeingut der modernen Forscher. An ernsten Gegnern fehlt es ihr indessen auch jetzt noch nicht, z. B. betrachtet Bonnier die Nektarien durchaus nur als Reservestoff-

1) Conrad Sprengel, „Das entdeckte Geheimniss im Bau und in der Befruchtung der Blumen“. 1793.

behälter.[1]) Gegen diese Ansicht macht Pfeffer mit Recht geltend[2]), wie unpraktisch die Reservenahrung dann in der Pflanze untergebracht wäre.

Der Versuch, den ich an verschiedenen Pflanzen anstellte, indem ich an langen Sprossen sämmtliche Nektarien entfernte und die jungen am Sprossgipfel erscheinenden, stets sorgfältig abpräparirte, ohne dass am Ende der Vegetationsperiode irgend eine Schädigung oder mangelhafte Ausbildung an einem der Sprosse, Blätter oder Blüthen dieser Pflanzen beobachtet werden konnte, beweist gleichfalls, wie gering die Bedeutung der extrafloralen Nektarien als Reservestoffbehälter sein müsste.

Eine Reihe von verdienstvollen Forschern haben später ihr Augenmerk auf die Beziehungen zwischen der Insektenwelt und den extrafloralen Nektarien gelenkt. Delpino[3]) erblickt in ihnen lediglich Anpassungen an die Ameisen, die dafür den Schutz der Pflanzen gegen andere Feinde, besonders Raupen übernehmen. Schimper[4]) meint: Es bedürfe dazu des thatsächlichen Beweises, dass von Pflanzen, die ohne Ameisen aufwachsen, ein grösserer Procentsatz zu Grunde gehe oder in ihrer Blüthen- und Sonnenentwickelung geschädigt werde, um den Ameisen diese Beschützerrolle zuzuerkennen. Ferner müsste bewiesen werden, dass die extranuptialen Nektarien zu keinem anderen Zwecke in der Pflanze da sind. Unsere Klimate, wo die Myrmekophilie lange nicht so ausgebildet ist, wie in südlicheren Zonen, dürften sich wenig für diese Untersuchungen eignen. Umgekehrt erklärt Kerner[5]) die extrafloralen Nektarien für Schutzvorrichtungen der Blüthen, die dadurch, dass den Ameisen hier eine leicht zugängliche Nahrung geboten wird, von dem für sie keineswegs zuträglichen Besuche derselben verschont bleiben. Einen Schutz gegen feindliche Insekten übernehmen die Ameisen nach ihm nur in seltenen Fällen.[6]) Bei den Beobachtungen im botanischen Garten wandte ich nun mein Augenmerk auch gelegentlich den Thieren zu, die sich an den extrafloralen Nektarien zu schaffen machen. Es kamen bei uns von Ameisen hauptsächlich die mannigfaltigen Vertreter der Gattung Formica in Betracht. Die Prunusarten wurden zur Zeit der stärksten

1) Bonnier, l. c. pag. 199.

2) Pfeffer, Physiologie II. Aufl. I. Bd. pag. 265.

3) Delpino: „Sugli apparechi della fecondacione". Firenze 1867 und spätere Schriften.

4) Schimper: Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen 1888.

5) Kerner, Pflanzenleben 2. Auflage II. Bd. 1898 pag. 212.

6) Kerner, l. c. pag. 223.

Nektarabsonderung von grossen Mengen Ameisen besucht, die stets mit Sicherheit auf kürzestem Wege von einem Nektarium zum andern wanderten. Die von Ameisen besuchten Bäume schienen um diese Zeit von anderen Insekten verschont zu bleiben, ja vor der kleinen Formica rubra L. sah ich sogar an Prunus triloba eine Wespe fliehen, die sich des Nektars bemächtigen wollte. Ich konnte Ameisen an so ziemlich allen unsern einheimischen Pflanzen mit extrafloralen Nektarien beobachten, die selbst bei nassem Wetter an den reichlich ausscheidenden Kelchnektarien von Paeonia officinalis, den Anthodialschuppen der Knospen von Serratula lycopifolia in Gesellschaften von vier und mehr an den ihnen offenbar wohlbekannten Nektariumstellen sassen. Bei gutem Wetter war ihr Besuch zahlreicher; eine Art grauer Fliegen, die gern den Nektar von Paeonia officinalis mit ausbeuten wollte, wurde fast jedes Mal daran verhindert. Ein Sambucus nigra, der keine Nektarien trug, wurde auch nicht besucht von den Ameisen, um so häufiger ein anderer, der Blattstielnektarien besass, sowie Sambucus racemosa. Durch das dauernde Fortschleppen der winzigen, mit blossem Auge kaum zu erkennenden Nektartröpfchen wurden zum Theil die Beobachtungen erheblich erschwert. — Dass durch die Ameisen ein Reiz zur Anregung der Secretion, sei er mechanisch oder sei er ein chemisch wirkendes Secret, auf die noch nicht absondernden Nektarien ausgeübt werde, zeigte sich nach meinen Untersuchungen als sehr unwahrscheinlich. Sobald die Zeit der stärkeren Secretion vorüber war, verliessen die Ameisen zu Gunsten einer ergiebigeren Nektarquelle ihren bisherigen Wirkungskreis. In Rovigno in Istrien, wo ich endlich auch die Nektarien von Ricinus in lebhafter Thätigkeit antraf, wurden die Nektarien ausser von drei sehr verschieden grossen Ameisen, sämmtlich der Gattung Formica zugehörig, besonders von einer grossen Sandwespe, Pelopaeus spirifex L., häufig besucht. Diese Wespen sah ich daselbst im Garten der kaiserl. kgl. Tabakfabrik, der zahlreiche sehr kräftige Ricinuspflanzen enthielt, lediglich die Ricinusnektarien ausbeuten, wobei sie oft durch den ganzen Garten von einem Exemplar zum andern flogen. Auch zwei andere Wespenarten, Pollistea gallica L. und Vespa germanica L., waren hier Gäste der Ricinuspflanzen[1]. Hier möchte ich noch des häufigen Auftretens verschiedener Arten von Aphiden gerade auf den Pflanzen mit extrafloralen Nektarien, wie Sambucus nigra, Serratula

1) Anmerkung: Bemerkenswerth erschien mir in Rovigno der Besuch der Floralnectarien von Hedera Helix durch grosse Schaaren von Schwebfliegen (Scyrphiden) besonders des genus Helophilus.

lycopifolia, Vicia Faba, Viburnum Opulus, Prunus Padus, gedenken. Es erscheint möglich, dass auch sie in Beziehung zu den extrafloralen Nektarien stehen, wenn auch kaum in einer für die Pflanzen vortheilhaften.[1]) Die Ameisen liessen diesen Blattläusen in bekannter Weise stets Schutz angedeihen. Der Einwand, der daraufhin gemacht werden könnte, dass die Ameisen hauptsächlich dieser Blattläuse wegen die Pflanzen mit extranuptialen Nektarien besuchen, erscheint hinfällig, weil die extrafloralen Nektarien zu einer Zeit von den Ameisen am meisten ausgebeutet werden, wo die Blattläuse noch nicht in grösserer Anzahl vorhanden sind.

In diesen Beobachtungen erblicke ich eine Stütze der Anschauung, dass der Vortheil, den Nektarien den Pflanzen bieten, in der That in erster Linie in dem Schutze der Blüthen vor den Ameisen und gleichzeitig in gewissem Grade in dem Schutze, den diese Thiere den Pflanzen vor Raupen etc. bieten, zu suchen ist. Wir haben also auch die extrafloralen Nektarien als zweckdienliche Anpassungen, im Sinne mechanischer Teleologie, an das grosse Ziel der Fortpflanzung und Arterhaltung anzusehen.

Anatomischer Bau und plasmolytische Werthe einiger Nectariumzellen.

Es erübrigt noch, einen kurzen Blick auf den anatomischen Bau der extrafloralen Nektarien zu werfen, wobei ich mich neben eignen Beobachtungen auf die Arbeiten von Bonnier und Aufrecht stützen und daher ganz kurz fassen kann.[2]) Correns zeigte für die Nektarien von Dioscoreaarten[3]), dass sich entwickelungsgeschichtlich die Nektarien auf eine Epidermiszelle zurückführen lassen. — Was das Vorkommen extrafloraler Nektarien anbetrifft, so finden sie sich, im Gegensatz zu den hauptsächlich auf die Monocotyledonen angewiesenen Septalnektarien[4]), ausschliesslich bei dicotylen Pflanzen, wobei mir die Familien der Amygdaleen, Caprifoliaceen und Euphorbien in unserer einheimischen Flora bevorzugt zu sein scheinen. —

1) cf. Büsgen, l. c. pag. 64.

2) Bonnier, l. c. — Aufrecht, Beitrag zur Kenntniss extrafloraler Nektarien. Diss. Zürich 1891.

3) C. E. Correns, Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der extranuptialen Nektarien von Dioscoreaarten. Sitzungsber. der kaiserl. Akad. der Wissenschaften zu Wien. 97. Bd. 1889.

4) cf. Schniewind-Thies, „Beiträge zur Kenntniss der Septalnektarien“ 1897 pag. 2.

In der Regel bilden die typischen Nektarien wie die von Ricinus [1]) ein lückenloses, aneinanderschliessendes, aus kleinzelligen chlorophyllreichen parenchymatischen Elementen gebildetes Gewebe, dem sich nach oben eine aus prismatischen Zellen gebildete Epidermis anschliesst, die eine häufig in der Mitte am stärksten ausgebildete Cuticula erzeugt. Letztere hebt sich beim Beginn der Secretion blasig ab und reisst schliesslich, z. B. bei sämmtlichen Prunusarten, bei Ricinus, bei Passiflora. Nicht selten ist diese Cuticula regenerationsfähig wie bei Prunus avium [2]), bei Prunus laurocerasus [3]), woraus sich die erwähnte Erneuerung der Secretion nach abermaligem Reissen der Epidermis erklärt. In einigen Fällen mag hierbei die Umwandlung der Cellulosewand direct in Zucker erfolgen [4]), in anderen verschleimt die Wand nur; jedenfalls dürfte die Bedeutung der Degeneration der Cuticula weniger in der Gewinnung des auch schon vorher stets im Nektariumgewebe nachweisbaren Zuckers liegen, als vielmehr in der Erleichterung der Secretion, da wo sich die Cuticula als impermeabel erweist. [5])

Die Gefässbündel weisen in dem Stadium, wo die Nektarien noch nicht activ sind, bisweilen Zucker auf, dienen also dann der Zufuhr und später der Abfuhr des osmotisch wirksamen Körpers, während dieser in anderen Fällen im chlorophyllreichen Nektariumgewebe selbst durch einen tiefer greifenden Stoffwechsel erzeugt zu werden pflegt, z. B. bei Vicia und in vielen Floralnektarien. [6]) Ferner entsteht der Zucker in den Nektarien von Ricinus nach Aufrecht [7]) aus fettem Oel, wobei eine erhebliche Menge chemischer wie osmotischer Energie zur Verfügung stehen würde [8]), also beim Umsatz gewonnen wird.

Statt der gewölbten Nektariumoberfläche der Prunusarten weisen eine Einsenkung auf der Oberfläche auf die gleichsam gestielten Nektarien von: Sambucus racemosa, Impatiensarten und Viburnum Opulus. Während die Cuticula in diesen Fällen meist äusserst

---

1) cf. Aufrecht, l. c. pag. 8.

2) Reinke, Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik 1876 pag. 125.

3) Wilson, l. c. pag. 9.

4) Wilson, pag. 9.

5) Pfeffer, Physiologie II, 1, pag. 265.

6) Acton, Annals of Botany 1888^{II}: „On the formation of sugar in the septal glands of Narcissus“ pag. 63.

7) Aufrecht, l. c. pag. 41.

8) Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze 1892 pag. 197.

schwach, innerhalb der grubigen Vertiefung der Nektarien ganz besonders dünn entwickelt ist, unterscheidet sich ihr Bau im Uebrigen nicht wesentlich von dem vorerwähnten Typus. Es ist klar, dass die Secretion des Zuckers hier durch die Cuticula hindurch erfolgte.[1]) Einen dritten Typus bilden die Nektarien von Vicia Faba und Vicia sepium. Auch hier ist das Parenchym des Nektariumgewebes durch bedeutend kleinere Zellen von seiner Umgebung wohl zu unterscheiden; das am meisten Charakteristische sind jedoch hier eine grosse Anzahl zwei- bis dreizelliger dünnwandiger Papillen, die die ganze Oberfläche des Nektariums bedecken und durch deren dünne Membran die Ausgabe wie die Resorption erfolgt. Die oberste ovale Zelle dieser Papillen ist etwa vier Mal so gross wie die Epidermiszelle, der sie aufsitzt und häufig mit rotem Zellsaft gefüllt. Durch diese, wahrscheinlich von Anthocyan herrührende Farbe erhält das ganze Nektarium eine braunrothe Lockfarbe, während die zahlreichen, dicht aneinandergereihten Papillen, zwischen denen bisweilen noch dünne, trichomartige Gebilde herausragen, ihm vor der Absonderung ein mattes, sammetglänzendes Aeusseres verleihen. Die Papillen lassen sich äusserlich sehr wohl mit den Köpfchen von Drüsenhaaren vergleichen und ein gleicher Secretionsmodus schien hier naheliegend, ein Reissen der Epidermis wurde indessen hier niemals von mir beobachtet. Dagegen ist eine grosse Aehnlichkeit mit dem Secretionsbeginn bei Zucker secernirenden Drüsenhaaren in der Absonderung des zuerst erwähnten Typus, z. B. bei Prunus avium, sichtbar. — In beiden Fällen erfolgt ein Reissen der Cuticula, das sich in der Folge wiederholen kann, um neuen Massen des Secrets den Austritt zu ermöglichen.[2]) Im Allgemeinen kommt den anatomischen Verhältnissen ja nur beschränkter Einfluss auf den Beginn der Secretion zu, da es schliesslich unwesentlich ist, wie der die Secretion einleitende Zucker nach aussen gelangt, während allerdings im weiteren Verlaufe der Abscheidung der Bau der Nektarien wichtig ist für die Wasserzufuhr und somit für den mechanischen Fortgang der Secretion. Immerhin ist die Thatsache, dass wir es mit einem histologisch differenzirten, vom angrenzenden Parenchym verschiedenen, beson-

1) Stadler, l. c. pag. 45. — Aufrecht, l. c. pag. 22.

2) cf. auch W. Gardiner and Ito, Annals of Botany 1888. Nr. I: „Ueber den Bau von Gummi secernirenden Haaren bei Blechnum occidentale und Osmunda regalis“ pag. 50 und 51 und seine Bemerkungen über die Aehnlichkeit der Secretion in ihrer allgemeinen Gestalt, durch das thierische wie pflanzliche Protoplasma pag. 49.

deren, fast stets lückenlos aneinander schliessenden Nektariumgewebe zu thun haben, beachtenswerth und legt den Gedanken nahe, dass besondere Eigenschaften dieses Gewebes und seiner Elemente den Grund für die ungleichmässige Vertheilung des osmotisch wirksamen Materials im Blattgrunde bieten, indem sich der Zucker, ohne nach Innen gleichmässig vertheilt zu werden, im Nektariumgewebe erhält. Als Resultante dieser Verhältnisse sehen wir den Zucker aussen persistiren und nicht nach innen zurückgelangen, während wir in der späteren Resorption das Resultat von Veränderungen im Nektariumgewebe erblicken dürfen.

Verwunderlich bleibt es ferner, dass die Protoplasten des Nektariumgewebes nicht selbst, bisweilen bei der häufig durch Verdunstung recht hohen Concentration des äusseren Nektars geschädigt werden. Mir scheint die Thatsache, dass diese Protoplasten selbst durch hohe osmotische Spannung ausgezeichnet und so in ganz vorzüglicher Weise den Druckverhältnissen im Nektarium angepasst sind, hierfür eine theilweise Erklärung zu bieten, während man andererseits im Auge behalten muss, dass ja auch niemals eine Resorption hoch concentrirter Lösungen stattfindet. In 3—4 proc. Kalisalpeterlösung gebracht, die einen Druck von 10,2—13,6 Atmosphären entspricht, beginnen regelmässig die Zellen der Stipulae von Vicia Faba innerhalb einer halben Stunde zu plasmolysiren. Auf eine aussergewöhnlich hohe Druckkraft sind dagegen die Zellen der Papillen gestimmt, die die obere Schicht des Nektariums bilden. Ueberträgt man diese in Kalisalpeterlösung und sucht zu ermitteln, bei welcher Concentration die Plasmolyse eintritt, so findet man bei 10 % KNO^3 den Beginn derselben; langsam und allmählich hebt sich dann die Plasmahaut von der Zellwand ab. Ein geringer Wasserzusatz zur Lösung ruft alsbald wieder die volle Turgescens der Zellen hervor. Der Innendruck in den Papillen von Vicia Faba beziffert sich also ungefähr auf 34 Atmosphären. In 15 % Kalisalpeterlösung übertragen, tritt dagegen sofort völlige Plasmolyse der Papillen ein. Man sieht bei diesen Vorgängen deutlich ein stark lichtbrechendes Protoplasma sich von der Zellhaut abheben, während die eingeschlossenen, grossen Vacuolen mit häufig rot gefärbtem Zellsaft gefüllt sind. Diesen Protoplasten kommt also die Eigenschaft zu, so lange der Plasmolyse Widerstand zu leisten. Eine Concentration des Nektars bis auf nahezu 30 % Glycose und bedeutend mehr Rohrzucker wird, wie diese Versuche zeigen, ohne Plasmolyse zu erzeugen, von der obersten dünnwandigen Zellschicht des Nektariums von Vicia Faba ertragen.

Resultate.

Zum Schluss sei es gestattet, noch einmal die hauptsächlichsten Resultate der vorliegenden Untersuchungen zusammenzufassen:

Der Beginn der Absonderung in extrafloralen Nektarien ist von einem gewissen Alter der Secretionsorgane, sowie von ausreichender Feuchtigkeit abhängig. Gesteigerte Luftfeuchtigkeit beschleunigt dann wesentlich die Wassersecretion, während die ausgegebene Zuckermenge constant bleibt. In vielen Fällen kehrt die Zuckersecretion nach dem Entfernen des Zuckers wieder, in anderen, häufigeren Fällen hört sie alsdann völlig auf; die Wasserversorgung der Nektarien erfolgt hier demnach nur durch die osmotische Wirkung. Endlich kehrt in bestimmten Fällen nach dem Entfernen des Nektars zwar keine Zuckersecretion, wohl aber eine active Wasserauspressung wieder, wir haben es also hier mit Uebergängen zu Hydathoden zu thun und es kommt für die Wasserversorgung dieser Nektarien eine Drucksecretion neben der, durch osmotische Wirksamkeit in Frage. — Das Licht gewinnt nur in wenigen, ganz speciellen Fällen directen Einfluss auf die Nectarsecretion, nämlich bei Vicia und Euphorbien, wo, ganz unabhängig von der Assimilation, durch die schwächer brechbaren Strahlen des Spektrums, die Secretion veranlasst wird. Verdunkelte Nektarien dieser Pflanzen sondern infolge correlativer Beeinflussung ab, wenn die übrige Pflanze hell beleuchtet wird. Für den Secretionsbeginn bedarf es ferner einer, für die einzelnen Pflanzen verschiedene Minimaltemperatur. — Schon active Nektarien setzen die Secretion auch unterhalb dieser Grenze, obwohl verlangsamt, fort. — Die Sistirung der Secretion und die häufig mit ihr verbundene Resorption des Zuckers nach Innen wird durch den mit dem Alter sich ändernden Stoffwechsel beeinflusst. Sie unterliegt also, genau wie die Schaffung und locale Anhäufung des Zuckers im Nektariumgewebe, lediglich der Steuerung durch eine Summe innerer Factoren in der Pflanze; nur bei Vicia und Euphorbien bewirkt der äussere Einfluss des Lichtmangels die Resorption. Ist die Disposition zur Resorption einmal vorhanden, so nimmt die Pflanze durch die Nektarien auch schwache, ihr künstlich gebotene Zuckerlösung auf.

Die Bedeutung der Wasser absondernden Organe für die Pflanzen.

Von

Wladimir Lepeschkin.

Einleitung.

Die Erscheinung der Ausscheidung von Wasser in flüssiger Form bei den Pflanzen wurde schon von Muntingh (1672)[1]) beobachtet, aber erst nach den Arbeiten von Schmidt[2]) (1831), Meyer (1838)[3]) und Gärtner (1842)[4]) von den Botanikern allgemein anerkannt und seitdem als eine physiologische Verrichtung des pflanzlichen Organismus untersucht. Das Interesse der späteren Forscher richtete sich hauptsächlich auf den anatomischen Bau der Wasser ausscheidenden Organe und auf die Art und Weise des Vorganges, der sich dabei als eine äusserst verbreitete Erscheinung in der Pflanzenwelt erwies.

Obgleich die Thatsache, dass die Wassersecretion auch bei Abwesenheit der besonders construirten Organe erfolgen kann, von mehreren Forschern nachgewiesen wurde,[5]) wurde die biologische Bedeutung derselben für die Pflanzen, bei denen sie zur Ausbildung kommen, in allen bisher erschienenen Arbeiten entweder gar nicht in Betracht gezogen oder als etwas Offenbares angenommen.

Zuerst hat meines Wissens Schmidt,[6]) nachdem er seine eingehenden Untersuchungen über die Secretion bei Arum Colocasia beschrieben hatte, eine Vermuthung über den Nutzen, den das Vermögen, Wasser auszuscheiden, haben könnte, ausgesprochen. Das ausgeschiedene Produkt könne nur ein Auswurfstoff sein, und der ganze Process zur Bildung dieser Flüssigkeit weise eine grosse Analogie mit dem Assimilationsprocesse des thierischen Organismus auf. Wie hier, würden auch dort alle brauchbaren Stoffe aufgesaugt und die Reste durch Oeffnungen an der Blattspitze ausgestossen (pag. 73, 74).

---

1) Muntingh, Waare Oeffening der Planten 1672.

2) Schmidt, Beobacht. üb. d. Ausscheidg. u. s. w. Linnaea 1831 pag. 65.

3) Meyer, Neues System der Pflanzenphysiologie 1838 pag. 508.

4) Gärtner, Flora 1842a Bd. I.

5) De la Rue (Refer. Bot. Zeit. 1866 pag. 322), Langer (Oesterr. bot. Zeit. XXIX 1879 pag. 79), Nestler (Nova acta d. Kaiserl. Leop. Carol. Akad. d. Naturforsch. 13d LXIV Nr. 3 1894 pag. 145 u. a.) u. A.

6) Schmidt, l. c.

Gärtner[1]) dagegen meinte, das Bedürfniss des Tropfens der Blätter von Calla sei nur einem Ueberschuss an wässerigen Nahrungsstoffen zuzuschreiben. Es sei unzweifelhaft, dass diese wässerige Absonderung der Blätter als ein Mittel anzusehen sei, dessen sich die Natur bedient, um bei verstärktem Wachsthumstrieb und vorhandenem Reichthum an wässerigen Nahrungsstoffen sich des dem Wachsthum schädlichen Ueberflusses durch die Gefässendigungen zu entledigen und bei vermindertem Reichthum wieder einzusaugen; es geschieht dies nicht durch Zerreissung, sondern durch eine normale Einrichtung, was also nicht mit einer Krankheit, sondern mit dem gesunden Zustand der Pflanze zu vereinen sei.

Duchartre,[2]) der sich mit der Ausscheidung flüssigen Wassers bei Colocasia beschäftigte, äussert sich in ähnlichem Sinne: Die Transpiration und Excretion stehen nach seiner Meinung im umgekehrten Verhältniss zu einander und sind nur der verschiedene Ausdruck desselben physiologischen Vorgangs, durch den die Pflanzen von überschüssigem Wasser befreit werden (pag. 257). Dasselbe sprach auch Unger[3]) aus, indem er sich auf eine Bemerkung beschränkte, dass die Excretion bei den Pflanzen theilweise die Verdunstung vertreten könnte.

20 Jahre später befasste sich Moll[4]) mit der Prüfung der Fähigkeit von Blättern, das Wasser beim Einpressen in die Blattstiele durchzulassen und, nachdem von ihm die Injection der Intercellularräume bei denjenigen Blättern, die Wasser gar nicht oder nur spärlich auszuscheiden vermochten, constatirt worden war, sprach er die Vermuthung aus, dass die Emmissarien Schutzmittel gegen die Injection sein könnten. Er meinte gleichzeitig, dass diese nur dadurch schädlich sei, dass der Gaswechsel hierbei gehindert würde (pag. 303). Er legte aber selbst keinen grossen Werth auf die Resultate seiner Versuche in dieser Richtung (pag. 314), weshalb die Frage über den Nutzen der Emissarien für die Pflanzen von ihm also offen gelassen wurde.

Bald darauf tauchte bei Gardiner[5]) die alte Ansicht Schmidt's wieder auf; der Verfasser vergleicht die Wasser ausscheidenden Organe

---

1) Gärtner, l. c. pag. 121.

2) Duchartre, Annales des Sciences naturelles IV s. 1859 Bd. 12.

3) Unger, Beiträge zur Physiologie der Pflanzen, Sitz.-Ber. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. zu Wien 1858 pag. 131.

4) Moll, Untersuch. über Tropfenausscheidung und Injection bei Blättern. 1880.

5) W. Gardiner, On the Physiolog. Extr. from the Proceed. of Cambridge Philos. Soc. Vol. V Pt. 1. Refer. Botanische Zeitung 1884 pag. 495.

mit den Harnorganen der Thiere, gibt aber im Uebrigen zu, dass solche kalkausscheidende Wasserspalten, wie sie bei Saxifragen vorkommen, auch die Bestimmung haben könnten, als Schutz- und Verstärkungsmittel der Epidermis zu dienen, weil sie sich besonders bei jenen Arten finden, die darauf angewiesen sind, in Felsenritzen und -spalten zu vegetiren, während die Sumpfformen nichts Derartiges aufweisen.

Betrachtet man aber näher die zarten und spröden Kalkschüppchen, die durch Verdunstung der ausgeschiedenen Flüssigkeiten entstehen, so überzeugt man sich davon, dass der brüchige Kalkanflug als ein Verstärkungsmittel im Leben der Pflanze keine Rolle spielen kann.

Auf Grund von früheren Arbeiten und eigener Versuche fasst Haberlandt[1]) seine Ansichten über die mögliche Bedeutung der Wasser absondernden Organe für die Pflanzen dahin zusammen: „Die Hydathoden verhüten bei beträchtlicher Steigerung des Wurzel- und überhaupt des Blutungsdruckes die drohende Injection der Durchlüftungsräume mit Wasser, welche zwar nicht direct schädlich zu sein scheint, die aber wegen Behinderung des Assimilationsgaswechsels die Ernährungsthätigkeit der Blätter herabsetzen würde. Die Hydathoden ermöglichen ferner, dass auch bei aufgehobener Transpiration eine ausgiebige Wasserströmung durch die Pflanze stattfinden kann, durch welche mineralische Nährstoffe mitgerissen werden, die in den Blättern zurückbleiben. Alles dies gilt hauptsächlich für noch jüngere Laubblätter, an denen die Hydathoden am reichlichsten secerniren.“

Während nun Haberlandt selbst grösseres Gewicht auf die Verhinderung der Infiltration der Intercellularräume zu legen scheint (z. B. bei Besprechung der Bedeutung der Hydathoden von Lathraea)[2]), sind Stahl[3]) und Goebel[4]) dagegen mehr geneigt, den Nutzen der Wasser secernirenden Organe in dem durch sie erzeugten Wasserstrom, der den Transpirationsstrom zu ersetzen vermag, zu suchen.

Was aber die Richtigkeit all dieser Voraussetzungen anbelangt, so könnten sie selbstverständlich nur auf experimentellem Wege erwiesen werden, der beim Entscheiden der Frage nur wenig beschritten worden ist. Die Behauptung, dass die Injection der Durchlüftungsräume in Wirklichkeit so drohend sein könnte, wie es Haber-

---

1) Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie 1896 pag. 424.

2) Jahrbücher für wissensch. Botanik 1897 Bd. XXX pag. 518.

3) Stahl, Ueber Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen, Bot. Zeitg. 1897 I. Abth. pag. 88.

4) Goebel, Ueber die biolog. Bedeutung der Blatthöhlen bei Tozzia und Lathraea, Flora 1897 Bd. 83 Heft 3 pag. 452.

landt schien und also als unvermeidliche Folge der Abwesenheit der Hydathoden oder des Ausbleibens der Wasserausscheidung aus den vorhandenen Hydathoden und der verhinderten Transpiration erscheinen müsste, ist nur auf eine sehr spärliche Anzahl der Thatsachen begründet.

Obwohl die Versuche von Moll und später auf analoge Weise angestellte Versuche von Spanjer[1]) die Möglichkeit der Injection von Intercellularräumen des Blattmesophylls vieler Baumpflanzen bei Abwesenheit oder Spärlichkeit der Wasserabsonderung bewiesen haben (wobei das Wasser in die abgeschnittenen Zweige eingepresst wurde), so dürften sie die Vorgänge in den unverletzten Pflanzen nicht richtig darstellen, weil die Zweige in anormale Bedingungen versetzt wurden; der Druck, der bei Versuchen der genannten Verfasser zur Anwendung kam (meistens gegen 20 cm Qu.-Säule) kann kaum den normalen Druckverhältnissen in den Blättern der Baumpflanzen entsprechen. Bekanntlich nimmt der Blutungsdruck mit der Baumhöhe ab[2]) und wenn auch keine directen Beobachtungen über den Druck in dünnen Zweigen und Blattstielen vorliegen, so könnte man sich eine ungefähre Vorstellung davon machen, wenn man bekannte Thatsachen zusammenstellt.

Nach Wieler z. B.[3]) beträgt der Maximaldruck in dicht über den Boden abgeschnittenen Stämmen von Acer platanoides, dessen Blätter nach Moll beim Einpressen von Wasser erst unter einem Druck von 230 mm (l. c. pag. 256) eine gleichmässige Injection erfuhren, 169 und 313 mm und dies nur kurze Zeit lang im Winter.

Auf einer Höhe von 1 m über dem Boden kann demgemäss der Maximaldruck nur 70 resp. 210 mm betragen (im beblätterten Baum noch weniger), der bereits geringer, als der in Versuchen von Moll angewendete wäre. Die Bedingungen der Maximalblutungsspannung können aber selten in Erscheinung treten und nur kurze Zeit dauern. Deshalb würde ein so hoher Druck, wenn er vorkäme, in den Blättern kaum merklich (der Druck pflanzt sich nur sehr langsam nach oben fort). In der That habe ich niemals selbst Injection bei Blättern, die nach Moll sich sehr leicht injiciren lassen (z. B. Camelia) an den unverletzten Pflanzen trotz der möglichst behinderten Transpiration beobachten können. Moll gibt übrigens selbst zu, dass

1) Spanjer, Botanische Zeitung 1898 pag. 38.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1897 pag. 242.

3) Wieler, Das Bluten der Pflanzen. Beitr. z. Biologie d. Pfl., hrsg. von Cohn 1893 pag. 122 u. 198.

die Injection in gewissen Fällen unterbleiben könne, wenn in der Pflanze der Blutungsdruck fehle.

Später wurde die Infiltration der Intercellularräume des Mesophylls der Blätter beim Einpressen von Wasser auch von einigen anderen Autoren wiederholt beobachtet. So hat Haberlandt[1]) nach 24stündigem Einpressen von 3proc. Kupfervitriollösung (18 cm Qu.-Dr.) in die Blätter von Phaseolus multiflorus eine deutliche Injection des Mesophylls längs der Blattnerven wahrgenommen. Dieselbe erfolgte auch beim Bepinseln der Blätter von Phaseolus multiflorus und Anamirta Cocculus (Druck 40 cm) mit alkoholischer Sublimatlösung und bei der Filtration des 5proc. Kupfervitriols (12 cm Druck) durch die Blätter von Fuchsia[2]), die indes infolge solcher Behandlung nach 24 Stunden zu Grunde gingen. Auch Nestler hat auf demselben Wege die Injection der Blätter bei Bryophyllum calycinum beobachten können.[3])

Es ist aber selbstverständlich, dass auf solche Weise erzeugte Bedingungen die Füllung der Durchlüftungsräume mit Wasser durch die Abtödtung und Plasmolyse der Mesophyllzellen hervorgerufen haben und für gesunde Pflanzen gar nicht gelten können.

Bei allen beschriebenen Versuchen kam ausschliesslich das Einpressen von Wasser mit Quecksilbersäule in die abgeschnittenen Zweige und Blätter zur Anwendung; die Injection des Mesophylls wurde aber von Haberlandt in einem Falle auch als durch den Blutungsdruck verursacht, beschrieben. Der Verfasser[4]), welcher die Möglichkeit hatte, tropische Pflanzen an Ort und Stelle zu untersuchen, stellte fest, dass die mit 0,1proc. alkoholischer Sublimatlösung bepinselten Blätter von Conocephalus ovatus, die epidermale Hydathoden besitzen, eine weitgehende Injection erfuhren, welche im Laufe des Vormittags allmählich schwand, in der Nacht aber wieder zum Vorschein kam. Die Injection erfolgte aber nicht mehr, sobald das Wasser durch die neugebildeten Organe ausgeschieden werden konnte. Diese Thatsache scheint hauptsächlich der Meinung Haberlandt's über die Unvermeidlichkeit der Injection beim Ausbleiben der Wasserausscheidung den Ausschlag gegeben zu haben und doch wegen der Verwendung des Giftes nicht ganz einwandsfrei zu sein. Dass das

1) Haberlandt, Jahrbuch für wissensch. Botanik 1897 pag. 511.

2) Haberlandt, Anat. phys. Unters. u. s. w. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien 1897 pag. 86.

3) Nestler, Sitzungsber. d. k. Ak. d. Wissensch. zu Wien 1896 pag. 524.

4) Haberlandt, Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien 1895 pag. 63–66. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1894 pag. 367

Bepinseln mit alkoholischer Sublimatlösung für die Pflanze nicht so harmlos ist, habe ich vielmals beobachten können. Die mit dieser Lösung bepinselten Blattstellen von Impatiens, Iris u. a. erleiden stets in feuchtem Raum nach Verlauf von einigen Stunden eine partielle Injection, trotzdem das Wasser aus den Spalten wie gewöhnlich ausgeschieden wird, welcher Umstand dafür spricht, dass die Injection nicht infolge der Abwesenheit der Secretion entsteht. Die auf solche Weise hervorgerufene Injection verschwindet auch wie im Versuche von Haberlandt in trockener Luft und kommt in feuchtem Raum wieder.

Die Infiltration der Lufträume, die Stahl[1]) bei Trifolium hirsutum und Max von Minden[2]) bei Iridaceen beobachteten, könnte man mit der Abwesenheit der Ausscheidungsorgane nicht deuten, weil solche Injection, wie meine Beobachtungen ergaben, nur an den durch Pilze oder mechanische Eingriffe verletzten Stellen stattfindet, also auch dem Tode der Zellen zuzuschreiben ist. Stahl's Beobachtung könnte schon deshalb keine Bedeutung beigelegt werden, weil die Injection nur an jungen Blättern von ihm gesehen wurde, während sie, wie es schon Moll's Versuche festgestellt haben, immerhin an älteren Blättern früher, als an den jüngeren, manchmal sogar bloss an den ersteren allein zu Stande kommt.

Es fehlten also directe Beweise für die drohende Gefahr der Infiltration der Durchlüftungsräume beim Ausbleiben der Secretion und meine Aufgabe war es zuerst, auf irgend eine Weise bei secretionsfähigen Pflanzen die Möglichkeit, Wasser auszuscheiden zu verhindern, um das Verhalten derselben nach solcher Behandlung zu prüfen und die Gefahr der Injection genauer abzuschätzen.

Die Versuchsanordnung.

Zu meinen Versuchen waren alle gut secernirenden Pflanzenarten brauchbar, von denen ich Impatiens, Alchemilla, Potentilla, Tropaeolum, Saxifraga, Fuchsia, Arum, Colocasia auswählte, weil bei diesen bekanntlich in hohem Maasse Wasser ausgeschieden wird.

In Verwendung kamen ausschliesslich schon längere Zeit in Töpfen cultivirte Exemplare, die sehr kräftig aussahen und im feuchten Raum sehr gut Wasser abschieden.

Als feuchten Raum benutzte ich eine Glasglocke, die von innen mit nassem Fliesspapier belegt war und in der die relative Feuchtigkeit 94—99 $^0/_0$ betrug.

1) Stahl, l. c. pag. 88.

2) Max v. Minden, Biblioth. botanica 1899 pag. 71.

Nach vielen vergeblichen Versuchen, die Wasserausscheidung bei den betreffenden Pflanzen durch die Verklebung der Spalten mit verschiedenen Stoffen (Wachs, Cacaobutter, Siegel- und Asphaltlack, Paraffin, Collodium) zu verhindern, wandte ich mich darauf einfach zum Ausschneiden der secernirenden Organe und später auch der gesammten Ränder, was sich als das einzige Mittel zur Erreichung meines Zweckes erwies.

Sofort nach dem Abschneiden tritt das Wasser im feuchten Raum immer aus den angeschnittenen Rippen heraus, wobei wahrgenommen wurde, dass, wenn man einige Hydathoden an den Blättern beliess, die Tropfen nicht aus diesen, sondern ausnahmslos aus den Gefässbündelöffnungen heraustraten, was als directer Beweis der schon früher von einigen Autoren ausgesprochenen Ansicht dient, dass die Wasser absondernden Organe dem Blutungsdruck einen gewissen Widerstand leisten. Die Pflanzen mit abgeschnittenen Rändern respective Hydathoden wurden stets einer längeren Cultur, die manchmal 8—10 Tage fortgesetzt werden musste, in mässig feuchtem Raum oder im Freien unterworfen, bis die Wunden durch die Peridermabildung geschützt wurden und die Oeffnungen der Gefässbündel sich mit gummiartiger Substanz verstopften, was stets durch das Aufhören der Blutung im feuchten Raum controlirt wurde.

Durch solche Behandlung wurde also den betreffenden Pflanzen die Möglichkeit entzogen, Wasser abzuscheiden, welcher Umstand jedoch die Pflanzen der Secretionsfähigkeit nicht beraubte, was daraus folgte, dass die Blutung wieder anhob, sobald man die Schnittwunden erneuerte.

Hierauf wurden alle während dieser Zeit neugebildeten Blätter und Blüthenstiele abgeschnitten und die Wunden nach vorherigem Ansengen mit Gemisch von Wachs und Cacaobutter verklebt.

Nachdem nun die Pflanzen noch eine Zeit lang in mässig feuchter Luft gestanden hatten, wurden sie erst mit Pflanzen, die keiner Behandlung unterzogen waren (Controlpflanzen), gut begossen in den feuchten Raum gebracht.

In der nachstehenden Ausführung sind nur einige Beispiele von meinen Versuchen angeführt, die das Verhalten der Pflanzen im feuchten Raum zeigen.

Versuchsreihe I.

1. Impatiens parviflora (Juli).

Zu den Versuchen wurden mindestens 12 Pflanzen angewandt, die sich einander sehr ähnlich verhielten.

a) Temperatur: 25° C.

Nach $1^1/_2$ Tagen war noch keine Injection zu sehen.

Nach drei Tagen: ebenso, mehrere Blätter sind abgefallen.

Nach fünf Tagen: bei den meisten Pflanzen sind die älteren Blätter abgefallen, an den noch nicht abgefallenen war keine Injection und traten aus den Rippen einige Minuten nach der Erneuerung der Schnittfläche grosse Tropfen aus. Bei den Controlpflanzen, die all die Zeit secernirt hatten, sind die Blätter ganz frisch.

b) Diesmal wurden an jeder Pflanze nur zwei Blätter belassen. Nach fünf Tagen war noch keine Injection, die meisten Blätter sind abgefallen.

2. Impatiens Balsamina. Temperatur 24° C. (Juli.) (Fünf Pflanzen.)

Nach 10 Stunden erlitten viele ältere Blätter eine partielle Injection, die injicirten Stellen betrugen $^1/_{15}$ der gesammten Blattoberfläche. An den der Injection entsprechenden Stellen traten Tropfen aus den gewöhnlichen Spaltöffnungen aus.

Nach drei Tagen hatte die Injection nicht mehr zugenommen, die Tropfenausscheidung aus den gewöhnlichen Spaltöffnungen wird fortgesetzt; bei Controlpflanzen keine Injection.

Nach vier Tagen: Die Pflanzen wurden aus dem feuchten Raum entfernt; nach einer Viertelstunde verschwand die Injection vollständig; die Blätter blieben ganz frisch und lebenskräftig.

3. Alchemilla vulgaris. (Juli.)

Bei den meisten untersuchten Pflanzen habe ich keine Injection beobachten können. Nur bei zwei sehr kräftigen Exemplaren, die zwei Monate in Töpfen im Freien gezogen waren, fand eine solche statt.

Temperatur 26° C.

Nach 12 Stunden: Die älteren Blätter sind gleichmässig siebartig injicirt (ungefähr $^1/_3$ des Blattes).

Nach drei Tagen: Die Injection hatte nicht zugenommen; die Pflanzen wurden in Zimmerluft gebracht, nach $^1/_2$ Stunde verschwand die Injection vollständig, die Blätter behielten ihre Frische.

4. Alchemilla alpina. (Juli.)

Zwei sehr kräftige Exemplare.

Temperatur 24° C.

Nach 15 Stunden waren ältere und vergilbte Blätter gleichmässig siebartig injicirt (ungefähr $^1/_3$ der Blattunterseite).

Nach drei Tagen hatte die Injection nicht mehr zugenommen; die Pflanzen wurden in Zimmerluft gebracht; nach 1/2 Stunde verschwand die Injection vollständig, Blätter blieben frisch und lebensfähig.

5. Alchemilla fissa. (August.)

Injection nicht wahrzunehmen trotz der Secretionsfähigkeit der Pflanzen.

6. Fuchsia hybrida. (August.)

a) Nach 18 Stunden: Alle älteren Blätter sind gleichmässig, punktartig injicirt (ungefähr 1/2 des Blattes).
Nach zwei Tagen hatte die Injection nicht mehr zugenommen; die Pflanzen wurden in Zimmerluft gebracht,
nach 1/2 Stunde verschwand die Injection vollständig; die Blätter sind frisch und lebenskräftig.

b) Nach 20 Stunden: Alle unteren Blätter injicirt.
Nach drei Tagen: Injection nicht zugenommen; die Pflanzen wurden in Zimmerluft gebracht, Blätter sind frisch und lebenskräftig.

Bei vier anderen zu Versuchen verwandten Exemplaren konnte keine Injection beobachtet werden.

7. Impatiens Sultani. (November.)

a) Temperatur 20°.

Nach 15 Stunden: Geringe Injection längs der Seitennerven wahrnehmbar, nur in zwei Blättern injicirte Stellen 1/5 der Blattunterseite.
Nach fünf Tagen: Die Injection hatte nicht zugenommen, sie verschwindet in 1/4 Stunde nach Versetzen der Pflanze in Zimmerluft.

b) Temperatur 19°.

Nach 18 Stunden: Nur geringe Injection längs der Blattnerven bemerkbar.
An folgenden Tagen: Die Injection hatte nicht zugenommen, sie verschwindet in ca. 10 Minuten in Zimmerluft.

8. Colocasia. (Januar 1901.)

a) Temperatur 26°. (Nur die Blattspitzen waren vordem abgeschnitten.)

Nach 18 Stunden: Die Injection ist an den Blatträndern wahrnehmbar, vergilbte und von Pilzen befallene Stellen sind vollständig injicirt, zahlreiche Tropfen sind an den Blatträndern aus gewöhnlichen Spaltöffnungen hervorgetreten.
Nach zwei Tagen: Die Injection hat nicht zugenommen.

b) Vordem waren Blattspitzen und -ränder abgeschnitten.

Nach 16 Stunden: Gelbe Flecken am Rande sind vollständig injicirt; die Injection verbreitete sich streifenweise auch in den grünen Blatttheilen. Die jungen Blätter sind ganz injectionsfrei.

9. Tropaeolum. (Juli und August.)

a) Temperatur 23°.

Nach 16 Stunden: Injection an den Rändern bemerkbar; an den folgenden Tagen nahm dieselbe nicht mehr zu und verschwand in Zimmerluft nach ca. 10 Minuten vollständig.

b) Temperatur 20°.

Nach 15 Stunden ist geringe Injection an den Blattecken wahrzunehmen; vergilbte Blätter sind vollständig injicirt, in Zimmerluft wie bei a).

c) Temperatur 25°.

Nach 15 Stunden: Die älteren Blätter sind vollständig injicirt, in Zimmerluft wie bei a) und b).

10. Saxifraga rotundifolia. (Juli und August.)

a) Temperatur 25°.

Nach 14 Stunden: Die Blätter (mit Ausnahme von ganz jungen) waren gleichmässig siebartig, weitgehend injicirt.

Nach drei Tagen hatte die Injection nicht mehr zugenommen; die Pflanzen wurden in Zimmerluft gebracht, nach ca. einer Stunde verschwand die Injection vollständig, die Blätter blieben ganz frisch.

b) Temperatur 20°.

Nach 16 Stunden: Aeltere (nicht alle) und vergilbte Blätter gleichmässig, weitgehend injicirt.

In folgenden Tagen nahm die Injection nicht zu und verschwand in ca. einer Stunde vollständig; die Blätter blieben ganz frisch.

Saxifraga aizoon. Temperatur 24°.

Injection wurde nicht erreicht, trotz der Secretionsfähigkeit der Pflanzen.

Aus vorstehenden Versuchen lassen sich folgende Ergebnisse entnehmen:

1. Durch die Verhinderung der Wasserausscheidung bei den secretionsfähigen Pflanzen kann bei gehemmter Transpiration (und ge-

nügend hohem Wurzeldruck) die Infiltration der Intercellularräume des Mesophylls der Blätter zustande kommen.

2. Nicht erreichen lässt sich dieses bei Impatiens parviflora, welche auf den durch die Sistirung der Secretion verursachten Ueberschuss von Wasser mit Laubabfall reagirt.

3. Die Injection fand niemals in den jungen Blättern statt, die nur sehr enge Intercellularen besitzen, worauf bereits von Moll[1]) hingewiesen wurde.

Die Meinung Haberlandt's, dass die Hydathoden die Injection hauptsächlich der jüngeren Laubblätter verhüten, erwies sich mithin als unbegründet.

4. Bei Pflanzen, bei denen die Injection beobachtet werden konnte, fand sie immer schon während des ersten halben Tages statt, nahm an den folgenden Tagen nicht mehr zu und verschwand in kurzer Zeit in trockener Luft.

5. Die Wasserspalten können an injicirten Stellen (Versuche 3 und 8) durch gewöhnliche Spaltöffnungen vertreten werden.

Erst nachdem die Möglichkeit der Injection der Intercellularen von Blättern, die unter günstigen Bedingungen in secretionsfähigen Pflanzen bei Abwesenheit der Wasserausscheidenden Organe festgestellt worden war, konnte und durfte die Schädlichkeit dieser Injection für die Pflanzen in Betracht gezogen werden.

In schon erwähnten Versuchen fand Moll, dass das Wasser aus den Intercellularen der injicirt gewesenen Blätter bald verdunstet und die Blätter selbst dem Aussehen nach unter der Injection gar nicht zu leiden scheinen.

Der Verfasser möchte aber keineswegs behaupten (pag. 314): „Dass im Allgemeinen die Injection der Blätter dem Leben der Pflanze nicht sehr schädlich sei“, zumal bei jüngeren, noch wachsenden und stark athmenden Pflanzentheilen, und suchte sich die Resultate seiner Versuche weiter dadurch zu erklären, dass er fast immer mit älteren Blättern bei sehr niedriger Temperatur arbeitete, während die Dauer der Injection relativ kurz war. Es muss noch hinzugefügt werden, dass solches Ausfallen der Versuche auch davon abhängen konnte, dass die Mehrzahl der von Moll injicirten Blätter lederartig, daher gegen solchen Eingriff widerstandsfähiger war als die zarten und leicht verletzlichen Blätter, wie von Impatiens und wie sie vielen secernirenden Pflanzen eigen sind; deshalb mussten auch die Versuche mit solchen Pflanzen besonders angestellt werden.

---

1) Moll, l. c. pag. 303.

Wie schon aus meiner ersten Versuchsreihe hervorgeht, behielten die theilweise durch den Wurzeldruck injicirten Pflanzen trotz des ziemlich langen Aufenthaltes im feuchten Raum (2—3 Tage) ein völlig gesundes Aussehen. Um mich aber zum Schlusse über die Unschädlichkeit auch der möglichst weitgehenden Injection der Intercellularräume und der langen Dauer derselben zu vergewissern, wurden von mir Versuche mit künstlicher Injection der Blätter der betreffenden Pflanzen unternommen.

Versuchsanordnung.

Zu den Versuchen dienten ausschliesslich Topfpflanzen.

Die beblätterten Theile der Pflanzen wurden in Leitungswasser getaucht und das Ganze unter die Glocke der Wasserpumpe in luftverdünnten Raum so lange gehalten, bis die Blätter nach Herstellung des normalen Luftdruckes sehr weitgehend injicirt wurden, wozu die jüngeren Blätter stets ein längeres Pumpen erforderten, während die ganz jungen sich überhaupt nicht injiciren liessen.

Bei einigen Pflanzen, z. B. bei Impatiens, verdunstete das in den Intercellularen enthaltene Wasser sogar im feuchten Raum. Deshalb war eine wiederholte künstliche Injection erforderlich, um die Pflanzen immer mit möglichst gefüllten Durchlüftungsräumen zu erhalten.

In nachstehender Tafel wurden nur einige Beispiele von den Versuchen angeführt.

Versuchsreihe II.

1. Impatiens parviflora.

a) Die injicirten Pflanzen wurden direct nach der Injection in Zimmerluft versetzt; in kurzer Zeit welkten die älteren Blätter ab, ohne dass das Wasser aus den Intercellularen ganz verdunstet war. Hieraus kann man aber nicht auf die Schädlichkeit der Injection selbst schliessen, vielmehr handelte es sich um eine zu plötzliche Steigerung der Verdunstung durch die Blattoberhaut, was Haberlandt[1]) schon früher für die in Wasser getaucht gewesenen Blätter vieler Pflanzen constatirte. In der That bleiben die Blätter stets frisch und lebenskräftig, wenn man die injicirten Pflanzen ganz allmählich aus dem feuchten in einen trockenen Raum überführt, wobei das überschüssige Wasser vollständig verschwindet.

---

1) Haberlandt, Wiss. prakt. Untersuchung auf dem Gebiete des Pflanzenbaues. Hrsg. von Fr. Haberlandt Bd. II (Wien 1877) pag. 130.

Das Verhalten der Pflanzen im feuchten Raum:

b) Temperatur 23 °.

Nach 6 Tagen: ³/₄ der Blätter sind abgefallen, die übrigen frisch; nachdem die Pflanzen in Zimmerluft versetzt waren, verschwand die Injection vollständig.

2. Impatiens Sultani.

a) Temperatur 22 °.

Nach 5 Tagen: einige Blätter sind abgefallen.

Nach 14 Tagen waren die übrigen noch ganz frisch und in der Zimmerluft verschwand die Injection vollständig.

b) Temperatur 25 ° (helles Wetter).

Nach 3 Tagen verschwand die Injection in älteren Blättern vollständig; die Pflanzen wurden nochmals injicirt.

Nach 13 Tagen Blätter noch frisch; die Injection verschwand in Zimmerluft vollständig.

3. Tropaeolum.

Temperatur 18—23 °.

Nach 13 Tagen noch kein merkbarer Unterschied zwischen injicirten und Controlpflanzen, sowohl bei den einen wie bei den anderen waren einige Blätter gelb geworden und von Pilzen befallen (Tropaeolum ist besonders gegen Feuchtigkeit empfindlich) in Zimmerluft verschwindet die Injection vollständig.

4. Saxifraga rotundifolia.

Die alten lederartigen Blätter der Pflanzen konnten die Injection unbestimmt lange aushalten (Versuchszeit 3 Wochen).

Kein merkbarer Unterschied im Wachsthum bei injicirten und Controlpflanzen festzustellen.

5. Fuchsia hybrida.

a) Temperatur 18—21 °.

Nach 18 Tagen: Blätter noch unversehrt, einige abgefallen.

b) Feinblättrige Pflanze (Temperatur dieselbe wie bei a).

Nach 7 Tagen: viele Blätter sind abgefallen, die stehen gebliebenen frisch, in Zimmerluft verschwindet die Injection vollständig.

6. Polypodium.

Nach mehreren Tagen: Blätter waren noch gesund; in Zimmerluft verschwindet die Injection vollständig.

7. Hordeum.

Temperatur 23°.

Nach einer Woche waren die Pflanzen ganz gesund, nur kleiner Unterschied im Wachsthum bei injicirten und Controlpflanzen bemerkbar. In Zimmerluft verschwindet die Injection vollständig.

Es erhellt also aus den beschriebenen Versuchen, dass selbst eine lange Injectionsdauer der Intercellularräume des Mesophylls von Blättern im Allgemeinen keinen merklichen Schaden zufügt. Nach Versetzen der Pflanzen in mässig feuchte Luft verdunstet das überschüssige Wasser in kurzer Zeit vollständig, und die Blätter bleiben immer frisch und unversehrt.

Es sei darauf aufmerksam gemacht, dass die Bedingungen für so lange dauernde und so vollkommene Injection der Blätter, die bei meinen Versuchen stattfand, in unserer Zone kaum dargeboten werden, denn die Feuchtigkeit der Luft steigt nur während eines starken und andauernden Regens so hoch, wie es in meinem feuchten Raum der Fall (meist 98 % rel.), wiewohl dabei Wasserverdunstung stattfand. Wenn aber bei so langer und vollständiger Injection kein Schaden zu bemerken war, so dürfte man von der ephemeren Füllung der Intercellularen mit Wasser, wie das bei Fehlen der Secretion stattfinden konnte (meine I. Versuchsreihe), um so weniger Nachtheil für die Pflanzen erwarten.

Man könnte die Schädlichkeit der Injection nämlich in durch sie verursachter Gaswechselbeeinträchtigung, die für das Gedeihen der Pflanzen von wesentlicher Bedeutung sein könnte, suchen, wenn diese zwar nicht ununterbrochen lange andauernd, sondern jeweilig kurze Zeit wiederholt würde.

„Wenn an jedem Morgen", berichtet Haberlandt[1]), „erst das in den Intercellularen des Chlorophyllparenchyms enthaltene Wasser verdampfen müsste, bevor der Assimilationswechsel ungehindert von statten gehen könnte, so würde täglich ein ansehnlicher Bruchtheil der hellen Tagesstunden für die Assimilation so gut wie verloren gehen"; hierbei könnte obendrein eine Verhinderung der Athmung hinzugedacht werden.

Der Gaswechsel wird thatsächlich sogar durch die Verstopfung der Spaltöffnungen mit Wasser beeinträchtigt[2]) und deshalb würde man selbstverständlich berechtigt vorauszusetzen, dass der Gasaus-

1) Haberlandt, Anat.-phys. Untersuchungen üb. d. tropisch. Laubblätter. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien 1895, pag. 111.

2) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1897 pag. 161.

tausch durch die Injection der Intercellularen noch erheblicher herabgesetzt würde.

Dagegen fand Boehm[1]), dass die Assimilation von Kohlensäure auch durch injicirte Blätter stattfinden könne, indem er die injicirten Blätter von Platanus, Juglans und Beta in einer Mischung von Kohlensäure und Wasserstoff isolirte und zum Ende des Versuches 9—17 % Sauerstoff im Gase fand (pag. 190).

Die injicirten Blätter von Juglans scheinen bei ihm in einigen Versuchen sogar stärker als die nicht injicirten assimilirt zu haben (seine Tabelle pag. 179). Meine Versuche mit der Jodprobe, der theilweise injicirten, insolirt gewesenen Blätter von Impatiens, Fuchsia, Saxifraga und Tropaeolum zeigten, dass es keinen auffallenden Unterschied in Stärkebildung in injicirten oder nicht injicirten Stellen gebe. Bald war sie in nicht injicirten Stellen erheblicher, z. B. bei Saxifraga, bald gar nicht wahrnehmbar wie bei Impatiens.

Diese Thatsachen könnten, wie es mir scheint, durch die erhöhte Permeabilität der nassen Epidermis einigermaassen erklärt werden. Trotzdem die Kohlensäure sich in injicirten Intercellularräumen viel langsamer als in den mit Luft gefüllten fortpflanzt, würde infolge der Durchsättigung der Epidermis mit Wasser die Gaszufuhr durch die ganze Blattoberfläche stattfinden und somit den durch Injection der Lufträume verursachten Kohlensäuremangel verdecken. Diese Vermuthung stimmte auch mit Angaben Devaux[2]) überein, die derselbe bei seinen Untersuchungen über die Durchlässigkeit der trockenen und nassen Membrane machte.

Also ist es zumindest unvorsichtig zu behaupten, dass durch die Injection der Intercellularen ein ansehnlicher Bruchtheil der hellen Tagesstunden für die Assimilation so gut wie verloren gehen würde.

Ueber die Athmung der injicirten Blätter habe ich in der Litteratur keine Angaben finden können, weshalb ich mich veranlasst fand, selbst eine Reihe von Versuchen nach dieser Richtung anzustellen.

Zu meinen Versuchen bediente ich mich eines Ellipsoidgefässes ähnlich dem, wie es Pfeffer[3]) in seinen Untersuchungen über die Assimilation der Blätter verwandte, einzig mit der Modification, dass eine mit eingeschliffenem Glaspfropfen zu schliessende Oeffnung an-

1) Boehm, Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien Bd. LXVI I. Abth. 1872 pag. 169.

2) Devaux, Ann. d. sciences natur. VII ser. 9 1890 pag. 35; auch A. d. s. n. 1891 pag. 297.

3) Pfeffer, Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg 1871 Bd. I.

gebracht wurde. Diese Oeffnung war zu dem Zwecke gemacht, um ein Schälchen für Kalilauge und die Blätter bequemer hineinführen zu können. Nachdem das Gefäss von innen mit einer genau ermittelten Menge Löschpapier, das nachher mit einem bestimmten Volumen Wasser gesättigt wurde, ausgekleidet war, wurde das bestimmte Volumen von titrirter Kalilauge mit einer Pipette ins Schälchen gegossen, hierauf wurde das Ganze in ein grösseres mit Wasser gefülltes Gefäss gestellt und bei gleichmässiger Temperatur gehalten. Es wurde auf diese Weise das Volumen des absorbierten Sauerstoffs, sowie auch in einigen Versuchen die ausgeschiedene Menge von Kohlensäure bestimmt.

Bei Berechnung der Volumina wurden selbstverständlich der atmosphärische Druck, die Temperatur, die Wasserdampfspannung und die Wasserhöhe im Bade berücksichtigt.

Zuerst wurde stets die Athmung frisch abgeschnittener Blätter, hierauf die Athmung derselben nochmal nach vorhergegangener Injection mit doppelt destillirtem Wasser festgestellt. Ich erhielt dabei die in nachstehender Tabelle angegebenen Zahlen, in denen die Volumina des verbrauchten Sauerstoffs auf 760 mm Druck zurückgeführt, zum Ausdruck kommen.

Gewicht der verwendeten Blätter	Pflanze	Vers.	Nicht injicirte Blätter	Injic. Blätter
4,64 g	Tropaeolum	I	0,137 cbcm	0,148 cbcm
4,32 g		II	0,138 „	0,152 „
2,79 g	Impatiens Sultani	III	0,071 „	0,090 „
3,02 g		IV	0,064 „	0,094 „
5,26 g		V	0,063 „	0,082 „
4,42 g		VI	0,075 „	0,095 „
10,51 g	Camelia	VII	0,115 „	0,062 „
5,72 g	Fuchsia	VIII	0,159 „	0,104 „

Diese Versuche zeigen also, dass die Athmung der Blätter durch Injection bei Impatiens und Tropaeolum (mit dünnerer Epidermis) verstärkt, bei Fuchsia dagegen und noch mehr bei Camelia (mit dickerer Epidermis) herabgesetzt wurde. Ohne auf die Erklärung der Thatsache näher einzugehen, dass die Athmung sich bei der Injection in einigen Fällen vergrössert, was wahrscheinlich auf eine Reizerscheinung zurückzuführen ist, möchte ich hier darauf aufmerksam machen, dass die Herabsetzung, wenn solche stattfindet, auch nicht zu gross ist und jedenfalls kaum die Pflanze sehr beeinträchtigt, was schon aus meiner zweiten Versuchsreihe hervorgeht.

Es ergab sich also, dass die Injection der Blätter ziemlich harmlos für die Pflanzen sein würde, wenn eine solche in der Natur stattfände, und dass der Nutzen, den die Wasser ausscheidenden Organe der Pflanze bringen, in der Verhütung der Injection von Durchlüftungsräumen kaum zu suchen ist.

Dieser Nutzen könnte aber, wie sich Haberlandt äussert, darin liegen, dass die Hydathoden eine ausgiebige Wasserströmung durch die Pflanze bei aufgehobener Transpiration zu erzielen vermögen, durch welche mineralische Nährstoffe mitgerissen werden, die in den Blättern zurückbleiben. Also müsste die Wasserausscheidung die Transpiration ersetzen können.

Dazu ist zu bemerken, dass die Transpiration sogar in einem dunstgesättigten Raum noch stattfinden kann.[1]) In der Natur aber könnte kaum die Bedingung zur absoluten Dampfsättigung der Luft vorkommen, im feuchten Klima der Tropen selbst ist nach Pfeffer[2]) die durch die Transpiration erzielte Wasserbewegung ansehnlich genug, um einen genügenden Transport von Nährsalzen zu vermitteln.

Nach Haberlandt[3]) secernirte ein 13,02 g schweres Blatt von Conocephalus ovatus, das als Beispiel stark secernirender Objecte angeführt wird, eine Flüssigkeitsmenge von (max.) —2,76 g pro Tag. Wenn wir nun annehmen, dass die Ausscheidung nur von 2 Uhr Nachmittags bis 7 Uhr Morgens stattfand, wo die relative Luftfeuchtigkeit 97—99 % betrug[4]), erhalten wir die Menge der ausgeschiedenen Flüssigkeit pro Gramm des Gewichtes des Blattes und Stunde 0,014 g. Die Transpiration derselben Pflanze bei derselben Luftfeuchtigkeit und Temperatur war aber pro Gramm des Blattes und Stunde 0,027 (pag. 794), also die Menge des in Dampfform ausgeschiedenen Wassers ist zwei Mal grösser als im Flüssigkeitszustande. Wenn wir nun den Salzgehalt der Flüssigkeit beachten (nachstehende Tafel), so finden wir, dass die durch Osmose während 1 Stunde aus 0,02 % Lösung aufgenommene Salzmenge mit der doppelten Menge durch Verdunstung derselben Quantität der Lösung zurückbleibenden Salze kaum vergleichbar ist.

---

1) Burgerstein, Materialien zu einer Monographie der Transpiration. Verhandl. d. zool.-bot. Ges. in Wien T. 39 1889 pag. 441. — Pfeffer, Pflanz.-Phys. 1897 pag. 227.

2) Pfeffer, Pflanz.-Phys. 1897 pag. 258.

3) Haberlandt, Phys. Pflanzenanatomie 1896 pag. 424.

4) Haberlandt, Das trop. Blatt. Sitz.-Ber. d. k. Ak. d. Wiss. zu Wien 1892 I. Abt. pag. 792.

Bei bis dahin untersuchten Secretionen aus Wasserspalten ergeben sich meist 0,001—0,06 % fester Substanz, die in einigen Fällen reichlicher an organischen Stoffen als Asche ist.

So wurde gefunden für das Secret von:

	feste Bestandtheile	Asche	Autor
Colocasia antiquorum . .	0,056 %	0,008 %	Unger
Brassica cretica	0,1 %	0,042 %	„
Zea Mays	0,05 %	0,027 %	„
Conoceph. ovatus . . .	0,045 %	0,02 %	Romburgh

Also durch die Secretion wird eine Quantität von mineralischen Salzen und organischer Nahrung für die Pflanze so gut wie verloren gehen, was nicht vorkommen dürfte, wenn die Pflanzen keine wasserausscheidenden Apparate besässen.

Es ist aber wohl zuzugeben, dass die bei einigen Pflanzenarten, die im trockenen Klima in salzreichem Boden vegetiren und einer grössern Transpiration nicht angepasst sind, durch sog. Salzdrüsen erzielte Saftströmung im Gegentheil eine zu reichliche Salzanhäufung in der Pflanze verhüten könnte.[1])

Was nun den Nutzen anbelangt, den die Hydathoden den Pflanzen dadurch bringen, dass sie die Fähigkeit besitzen, auf der Oberfläche des Blattes befindliches Wasser einzusaugen (was aber nur von sehr wenigen Thatsachen bewiesen ist) so ist er nur gering zu veranschlagen, weil die Möglichkeit, diese auszunützen, wegen der kleinen Oberfläche der Hydathoden und geringeren Anzahl derselben kaum oft vorkommen könnte. Die Epidermis der Blätter ist ja doch schon zum Einsaugen von Wasser mehr oder minder fähig.[2])

Es scheint mir jetzt nach allem, was aus dieser Arbeit über die Bedeutung der Wasser ausscheidenden Organe der Pflanzen hervorgeht, nicht gerechtfertigt zu sein, eine Unentbehrlichkeit der Hydathoden für die Pflanzen zu behaupten.

1. Einerseits ist ihre Bedeutung als die Injection verhütende Organe nicht wesentlich. Die Pflanzen leiden nicht, wenn die Injection der Intercellularen durch Verhinderung der Wasserausscheidung (Entfernung der Hydathoden) hervorgerufen wurde. (Dies wurde

---

1) Marloth, Zur Bedeutung der Salzabsonderung u. s. w. Ber. d. deutsch. bot. Ges. V. Bd. 1887. — Volkens, Ber. der deutsch. bot. Ges. 1884, II. Bd., 1887 pag. 27.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1897 pag. 142.

noch besonders dadurch erwiesen, dass keine merkliche Beeinträchtigung der Athmung oder Assimilation dabei beobachtet wurde).

2. Anderseits ist der directe Nutzen, den diese Organe der Pflanze dadurch bringen könnten, dass sie in gewissen Fällen einen der Versorgung der Pflanze mit Nährsalzen befördernden Wasserstrom verursachen, Wasseraufnahme ermöglichen u. s. w., nicht von Bedeutung.

Dementsprechend sehen wir, dass viele Pflanzen besonders construirte Wasser ausscheidende Organe ganz entbehren und das Wasser bei stattfindender Injection der Intercellularen aus den gewöhnlichen Spaltöffnungen secernieren.

Wir könnten also die Hydathoden nur als Organe betrachten, deren Vorhandensein zur Zeit weniger durch ihre Nothwendigkeit selbst, als vielmehr durch die Erblichkeit bedingt wird.

Die Versuche zur vorliegenden Arbeit wurden im Laboratorium des Herrn Geheimen Hofrat Professor Dr. Pfeffer und unter seiner Leitung ausgeführt und spreche ich demselben für die liebenswürdige Unterstützung bei dieser Arbeit meinen besten Dank aus.

Auch dem Assistenten Herrn Dr. Klemm spreche ich für die mir gütigst ertheilten Rathschläge meinen Dank aus.

Die Doppelbefruchtung bei Monotropa uniflora L.

Von

K. Shibata.

Hierzu Tafel I.

Die Entdeckung der sog. Doppelbefruchtung bei einigen Liliaceen durch Nawaschin und Guignard[1]) hat unter den Biologen ein reges Interesse erweckt wegen ihrer grossen Bedeutung für die Aufklärung der Endospermbildung von Angiospermen, sowie für die Lehre von der Befruchtung überhaupt. Dank den unermüdlichen Bemühungen beider genannter Forscher und einiger anderer wurde der nämliche Vorgang noch bei einer Anzahl von Monocotylen und Dicotylen nachgewiesen. Bis jetzt hat man sie bei etwa 22 Pflanzen festgestellt, worunter sich acht Liliaceen, sieben Orchideen, zwei Ranunculaceen, vier Compositen und eine Monotropee befinden. Dass die Zahl der bisher erwiesenen Fälle so beschränkt ist, erklärt sich wohl aus den grossen Schwierigkeiten, die mit derartigen Arbeiten verbunden sind; aber schon heute hat sich die Ansicht weit verbreitet, dass jene Erscheinung unter den Angiospermen eine allgemeine sei.

Inzwischen gelang es Strasburger[2]), den Vorgang der Doppelbefruchtung bei *Monotropa hypopitys* am lebenden Material zu beobachten. Bei uns vertritt die Stelle dieses klassischen Untersuchungsobjectes eine andere Art, *Monotropa uniflora L.*, die auf schattigem Waldboden in der Umgebung Tokyos ziemlich häufig vorkommt. Ich unternahm, auf Veranlassung Herrn Prof. Miyoshi's[3]) bei Gelegenheit von cytologischen Untersuchungen über verschiedene Mycorhiza-Formen, auch das Studium des Befruchtungsvorgangs bei dieser Pflanze und es ist mir geglückt, hier ebenfalls die Doppelbefruchtung festzustellen. An dieser Stelle will ich einen kurzen Bericht über die erhaltenen Resultate erstatten.

---

1) Vgl. die interessante Zusammenstellung von Ethel Sargant: Recent Work on the Results of Fertilisation in Angiosperms. Annals of Botany, Vol. XIV, No. LVI pag. 689 ff., und ferner Land, Botanical Gazette. Vol. XXX, No. 4.

2) Strasburger, Einige Bemerkungen zur Frage nach der doppelten Befruchtung bei den Angiospermen. Bot. Ztg. 1900, Nr. 19/20, pag. 298.

3) Die Hauptergebnisse dieser Studien, die *Podocarpus-*, *Alnus*arten, *Myrica*, *Pyrola*, *Psilotum*, *Yucca* und *Monotropa* umfassen, beabsichtige ich demnächst a. a. O. mitzutheilen.

Mein Material stammte aus zwei verschiedenen Quellen. Die ersten Objecte waren Mitte April in Hakone auf einer Excursion gesammelt und die zweiten Mitte Mai in Omiya bei Tokyo. Der mässig grosse Stock mit zahlreichen, eben aus der Erde hervortretenden Knospen wurde stets sammt den ganzen Mycorhizenmassen vorsichtig ausgegraben und im Laboratorium unter Glasglocke weiter cultivirt. Die Pflanze lebte monatelang ganz gesund in diesem Zustand fort und blühte reichlich. In dieser Weise war es mir möglich, alle wichtigen Vorgänge genau zu controliren. Die Knospen der ersten Reihe entfalteten sich fast gleichzeitig Ende April, worauf ich am 3. Mai die künstliche Bestäubung vorgenommen habe. Nachher wurden täglich die Samenanlagen aus einigen Fruchtknoten lebend untersucht, um den Zustand des Embryosackinneren festzustellen. Erst am 13. Mai wurde das erste Zeichen von Befruchtung kenntlich, weshalb ich während einiger der folgenden Tage zahlreiche Fruchtknoten in die Fixirungsflüssigkeiten einlegte. Die zweite Reihe wurde künstlich bestäubt am 1. Juni und in diesem Falle wurden die ersten Zeichen der Befruchtung schon am 7. Juni beobachtet.

Die Untersuchung des frischen Materials bei dieser Pflanze ist nicht allzu leicht, aber man kann nach einiger Uebung den Bau des Embryosacks, der im Wesentlichen mit demjenigen der von Strasburger beschriebenen *M. hypopitys* übereinstimmt[1]), klar erkennen. Die Samenanlagen erhielten sich 2—3 Stunden lang ganz gesund in Brunnenwasser. Ich konnte jedoch keine lebhafte Strömung in den Plasmasträngen, die den Embryosackkern mit dem Eiapparat, Embryosackwand u. s. w. verbinden, wahrnehmen. Die Synergiden werden beim Eintritt des Pollenschlauches undurchsichtig und stark lichtbrechend. Trotz der Anwendung stärkerer Immersionssysteme unter günstigen Beleuchtungsverhältnissen, wurde die Erkennung des männlichen Kernes, der mit dem Embryosackkern copulirt, dadurch sehr erschwert, dass sich seine optische Beschaffenheit kaum vom umgebenden Cytoplasma unterscheidet und es wollte mir anfangs überhaupt nicht gelingen. Aber die Erfahrung bei dem eingehenden Studium mit den fixirten Präparaten leitete mich schliesslich dahin, den Vorgang der Befruchtung auch am lebenden Material unzweideutig wahrzunehmen (Fig. 11 u. 12).

Die Fixirung geschah theils in der Flemming'schen stärkeren Lösung, theils in Sublimatessig. Die in Paraffin eingebetteten Stücke der Fruchtknoten wurden meist in 15 μ dicke Schnitte zerlegt, da die

---

1) Vgl. Strasburger, Das botanische Practicum. 3. Aufl. pag. 554.

dünneren 10—5 μ dicken Schnitte in unserem Falle keinen besonderen Vortheil ergeben haben. Zur Färbung der Mikrotomschnitte wurde vornehmlich ein etwas modificirtes Safranin-Gentiana-Orange-Verfahren benutzt; aber bei den mit Sublimat fixirten Objecten leistete das Fuchsin-Jodgrün-Gemisch gute Dienste.

Das Studium der Fruchtknoten von *Monotropa* in Mikrotomschnitten ist ziemlich mühsam, wie Strasburger schon bemerkte[1]), da die kleinen Samenanlagen sich nur selten in richtiger Lage schneiden lassen, aber ich vermochte durch Musterung recht zahlreicher Präparate die beiden Spermakerne in verschiedener Lage innerhalb des Embryosacks nachzuweisen. Die eben in den Embryosack eingedrungenen Spermakerne besitzen einen locker gebauten und porös aussehenden Körper, wie es von Nawaschin[2]), Land[3]) u. A. für einige Dicotylen angegeben ist. Die Spermakerne sind dabei schwach färbbar und verhalten sich cyanophil im Fuchsin-Jodgrün-Gemisch. Die Gestalt der Spermakerne beim ersten Moment des Eindringens ist meist länglich-wulstförmig, etwa fünf Mal länger als breit. Sie sind verschiedentlich, oft sogar hufeisenförmig gekrümmt, aber niemals schraubig (sp_1, sp_2 Fig. 1, 2, 5, 6, 7 u. 8). Nach dem Anschmiegen an den weiblichen Kern bekommen sie bald eine rundlichere Gestalt und zwar schneller bei demjenigen Spermakerne, der mit dem Embryosackkerne sehr rasch verschmolz. Die Färbbarkeit der Spermakerne nimmt gleichzeitig zu und erscheinen in ihnen die Nucleolen (Fig. 3 *a, b* u. Fig. 4). Nach Strasburger[4]) besitzen die Spermakerne von *Monotropa hypopitys* eine ellipsoidische Gestalt, wie es sonst bei *Endymion nutans* der Fall ist. In unserem Falle erinnerten jedoch die länglichen und stark gekrümmten Spermakerne vielmehr an die von Guignard für *Tulipa* gegebenen Bilder.[5]) Ob diese Verschiedenheit, wenn auch gering, auf die Artdifferenz oder auf anderweitige Umstände zurückzuführen ist, muss dahingestellt bleiben. Bei Untersuchung des lebenden Materials konnte ich sogar nur die schon mehr oder minder abgerundeten Spermakerne, ihrer stärkeren Lichtbrechung

1) Strasburger, Bot. Ztg. 1900 Nr. 19, 20 pag. 301.

2) Nawaschin, Ueber die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dicotyledonen. Ber. d. d. bot. Gesellsch. Bd. 18 pag. 224.

3) Land, Double Fertilisation in Compositae. Bot. Gaz. Vol. XXX Nr. 4 pag. 252.

4) Strasburger, loc. cit. pag. 298.

5) Guignard, L'Appareil sexuel et la double Fecondation dans les Tulipes. Ann. d. Sc. nat. Bot. 1900 T. XI pag. 375—376, Taf. X Fig. 13—21.

halber, deutlich wahrnehmen. Der in Wanderung begriffene zweite Spermakern liegt, übereinstimmend mit den Angaben Strasburger's ganz in dem dicken Plasmastrang eingebettet[1]), der den Eiapparat mit dem Embryosackkern verbindet (*sp*$_2$ Fig. 1, 5, 7 u. 11). Ob die Spermakerne eine selbständige Beweglichkeit besitzen oder nicht, bleibt noch eine Sache der Discussion. Meine Beobachtungen an lebenden Objecten konnten leider keine Entscheidung darüber bringen; die gekrümmte Gestalt der Spermakerne kann ebensowohl als ein plastisches Nachgeben, als wie ein Zeichen activer Beweglichkeit betrachtet werden.

Was den Zeitpunkt, in welchem der Spermakern den Embryosackkern erreicht, anbetrifft, so hat meine Beobachtung eine merkwürdige Thatsache ergeben. Bekanntlich copulirt bei den von Nawaschin und Guignard untersuchten Liliaceen-Arten der Spermakern mit einem der beiden Polkerne bevor die Ausbildung des secundären Embryosackkernes vollendet ist und folglich ist das Zusammentreffen von drei Kernen stets wahrzunehmen. Bei den meisten anderen Pflanzen dagegen ist die Verschmelzung beider Polkerne schon lange vor der Befruchtung vollendet, so dass der zweite Spermakern mit dem daraus entstehenden secundären Embryosackkern copulirt.[2]) So gibt Strasburger auch für *Monotropa hypopitys* nur die Verschmelzung des männlichen Kernes mit dem secundären Embryosackkern an.[3]) Bei meinen Untersuchungen mit *M. uniflora* zeigte das Material der ersten Reihe, bei welchem ein Zeitintervall von mehr als zehn Tagen von der Bestäubung bis zur Befruchtung erforderlich war, ausnahmslos die nämlichen Verhältnisse, d. h. die Verschmelzung beider Polkerne fand schon 2—3 Tage vor der Befruchtung statt und der grosse secundäre Embryosackkern empfing den Spermakern (Fig. 1 u. 2). Aber bei der zweiten Reihe, wo die Bestäubung unter sonst gleicher Bedingung bei einer höheren Zimmertemperatur vorgenommen wurde, war die Sachlage eine ganz andere. Wie schon bemerkt, dauerte in diesem Fall das Hineinwachsen der Pollenschläuche durch die Griffel nur 6—7 Tage. Die meisten Präparate zeigten nun, dass der schon befruchtete Embryosack noch völlig isolirte Polkerne besitzt oder eben mit einander verschmelzende. Mitunter copulirt der zweite Spermakern mit dem oberen Polkerne, wobei der untere noch ganz isolirt liegt

1) Strasburger, loc. cit. pag. 298.
2) Vgl. z. B. Guignard, Ann. d. Sc. nat. Bot. 1900 T. XI pag. 366—367.
3) Strasburger, loc. cit. pag. 298, 299 u. 301.

und in anderen Fällen schmiegt der Spermakern sich dem oberen der beiden verschmelzenden Polkerne an, die noch durch eine scharfe Linie anscheinend getrennt sind (Fig. 5, 6, 8, 10 u. 11). So können wir in diesem Falle das Zusammentreffen von drei Kernen beobachten [1]), ganz wie es bei den Liliaceen der Fall war. Das verschiedene Verhalten unserer beiden Culturen beruht augenscheinlich auf äusseren Bedingungen, zumal der Temperatur. Es ist meine Ansicht, dass derartige Erscheinungen nicht als eine Eigenthümlichkeit dieser oder jener Pflanze oder Pflanzengruppe betrachtet werden können und ferner, dass noch mannigfaltigere Erscheinungen sich bei einer und derselben Pflanze einstellen werden, wenn man sich einmal auf diesem Gebiete experimentell einzuarbeiten bemüht.

Der befruchtete Embryosackkern theilt sich sofort unter Bildung einer schönen karyokinetischen Figur, die sich sowohl in frischem wie in fixirtem Material sehr gut studiren liess. [2]) Ich konnte dabei keinen centrosomenähnlichen Körper auffinden. Der befruchtete Eikern theilt sich nicht, bevor vier Endospermkerne schon gebildet waren. Meine Aufmerksamkeit wurde auch auf die eigenthümlichen stark färbbaren Körper gelenkt, die im entleerten Pollenschlauchende stets in Zweizahl vorhanden sind. Die Gestalt dieser Körper ist ziemlich unregelmässig, bald rundlich, bald länglich und dann wird man sie leicht mit den Spermakernen verwechseln. Sie färben sich jedoch sehr intensiv und ganz homogen mit Safranin oder Fuchsin (*x* Fig. 8 u. 9). Land [3]) beobachtete ganz ähnliche Körper, die sich mit Cyanin stark färbten, auch in Pollenschlauchenden von *Silphium* und *Erigeron* und äusserte die Vermuthung, dass diese Körper aus der Theilung des vegetativen Kernes des Pollenschlauches hervorgegangen seien. Die Natur und Herkunft dieser Körper bleiben noch künftigen Untersuchungen vorbehalten.

Ich will an dieser Stelle nicht auf eine nähere Discussion der Bedeutung der sog. Doppelbefruchtung eingehen. Wenn man aber mit Strasburger [4]) annehmen will, dass die Verschmelzung des zweiten Spermakernes mit dem Embryosackkern keinen eigentlichen Sexualact, sondern nur ein Signal oder einen Reiz für die Wiederaufnahme der zeitweilig sistirten Thätigkeit der Prothalliumbildung

---

1) Es ist zu bemerken, dass die beiden copulirenden Polkerne sich oft schon in der Prophase befinden.

2) Strasburger, loc. cit. pag. 300.

3) Land, Bot. Gaz. Vol. XXX Nr. 4 pag. 255, 256.

4) Strasburger, loc. cit. pag. 308.

darstellt, so wäre es von Interesse zu untersuchen, ob durch etwaige experimentelle Eingriffe thermische, chemische Reize u. s. w. der Embryosackkern ohne Befruchtung („parthenogenetisch") zur Endospermbildung veranlasst werden kann.[1])

Damit könnte eine scharfe Trennung von zwei Phasen der Befruchtungsvorgänge, nämlich die Uebertragung des Idioplasmas und der Wachsthumsreiz[2]), wohl erzielt werden.

Zum Schlusse sage ich Herrn Prof. Miyoshi meinen besten Dank für das rege Interesse, das er meiner Arbeit zu theil werden liess.

Botanisches Institut Tokyo, Juni 1901.

Figurenerklärung.

Tafel I.

Die sämmtlichen Figuren sind mit Hilfe von Seibert Hom. Imm. $^1/_{12} \times$ Ocul. Periscop. II (Vergr. ca. 800) und Abbe's Zeichenapparat gezeichnet.

Fig. 1—4. Fixirung in Flemming's Flüssigkeit und Färbung mit Safranin-Gentiana-Orange.

„ 1. Ein Embryosack mit dem zweiten Spermakerne *(sp_2)*, der eben den secundären Embryosackkern *(se)* erreicht und noch zum Theil im Cytoplasmastrang *(cyt)* einliegt.

„ 2. Embryosack im Querschnitt. Der hufeisenförmig gekrümmte Spermakern neben dem secundären Embryosackkern sichtbar. sp_2 Spermakern; *se* der secundäre Embryosackkern.

„ 3a und b. Verschmelzung des Spermakernes mit dem Eikern. *ei* Eikern; sp_1 starkgefärbter Spermakern; *kp* Kernkörperchen.

„ 4. Verschmelzung des zweiten Spermakernes mit dem secundären Embryosackkern. *se* der secundäre Embryosackkern; sp_2 Spermakern; *kp* Kernkörperchen.

„ 5—12. Fixirung mit Sublimatessig und Färbung mit Fuchsin-Jodgrün-Gemisch.

„ 5. Ein eben befruchteter Embryosack im Längsschnitt. sp_1 der erste Spermakern; sp_2 der zweite Spermakern; *ei* Eikern; p_1, p_2 beide Polkerne; *syn* ein Synergidenkern.

„ 6. Ein Embryosack im Querschnitt. *sp*, zweiter Spermakern; p_1, p_2 Polkerne.

„ 7. Ein Embryosack mit dem in Wanderung begriffenen zweiten Spermakern *(sp_2)*. *ei* Eikern; *pol* Pollenschlauchende.

„ 8. Ein Embryosack im Längsschnitt. *ei* Eikern; *syn* ein Synergidenkern; sp_1, sp_2 Spermakerne; p_1, p_2 Polkerne; *pol* Pollenschlauchende mit zwei stark färbbaren Körpern *(x)*.

„ 9. Das obere Theil eines Embryosacks. sp_1, sp_2 Spermakerne; *ei* Eikern p_1 das obere Polkern; *pol, x* wie oben.

„ 10. Zusammentreffen dreier Kerne in einem späteren Stadium. p_1, p_2 Polkerne; sp_2 schon abgerundeter Spermakern.

„ 11. Ein Embryosack im optischen Längsschnitt. Lebendes Material. sp_1, sp_2 Spermakerne; p_1, p_2 Polkerne; *cyt* Cytoplasmastrang.

„ 12. Dasselbe Präparat gezeichnet nach etwa zwei Stunden. *se* eben verschmolzene Polkerne; sp_2 Spermakern mit einem deutlich sichtbaren Kernkörperchen.

---

1) Zwar beobachtete Coulter einmal, dass bei *Ranunculus multifidus* die Endospermbildung auch im unbefruchteten Embryosack stattfand. (The Life History of *Ranunculus*. Bot. Gaz. Vol. XXV pag. 83). Vgl. ferner Webber, Xenia u. Juel, Bot. Ctrb. Bd. 74 pag. 371. Neuerdings gelang es Nathansohn sogar, die Eizelle von *Marsilia* durch höhere Temperatur zur parthenogenetischen Entwickelung zu veranlassen.

2) E. Zacharias erblickt darin die Einführung von Nuclein mit dem männlichen Kerne. (Verhandl. d. naturw. Vereins Hamburg 1901.)

Cecidiologische Notizen.

Von

Ernst Küster.

Mit fünf Textabbildungen.

Im 86. Band der „Flora“ habe ich einige Daten aus der pathologischen Anatomie der Pflanzen, insbesondere aus der Anatomie der Gallen, veröffentlicht.[1]) Auf einige der daselbst berührten Fragen möchte ich in den vorliegenden „cecidiologischen Notizen“ etwas ausführlicher zurückkommen und möchte in diesen die früheren durch neue anatomische und morphologische Angaben zu ergänzen suchen. Einige entwickelungsgeschichtliche Mittheilungen sind der Inhalt der vorliegenden Blätter.

I. Ueber die Betheiligung der Epidermis an anormalen Gewebewucherungen.

Die Frage, welchen Geweben der normalen Pflanzenorgane die Gallen entstammen, ist schon wiederholt gestellt, aber fast immer von demselben Gesichtspunkt aus behandelt worden; immer wieder wird betont, dass nur Gewebe, die noch in der Entwickelung begriffen sind, zur Gallenbildung befähigt seien.[2]) Für die spät entstehenden Gallen der Cynipidensommergeneration und manche andere würde es sich verlohnen, der Frage eine eigene Prüfung zu widmen, ob jene Gewebe, welchen die betreffenden Gallen ihre Entstehung verdanken, ihr normales Wachsthum schon abgeschlossen haben oder nicht. Theoretisch lässt sich gegen die Vermuthung, dass auch solchen Geweben, deren Zellen ihre normale Wachsthums- und Theilungsthätigkeit bereits abgeschlossen haben, durch Gallenreize zu abnormem Wachsthum veranlasst werden können, nichts einwenden.

---

1) Küster E., I. „Beiträge zur Anatomie der Gallen“. Flora 1900 Bd. 86 pag. 117. Vgl. dazu II.: „Ueber einige wichtige Fragen der pathologischen Pflanzenanatomie.“ Biol. Centralbl. 1900 Bd. XX pag. 529.

2) Man vergleiche Thomas Fr., „Eine Bemerkung zu Julius Sachs' physiologischen Notizen, den Fundamentalsatz der Cecidiologie betreffend.“ Ber. d. d. Bot Ges. 1898 Bd. XVI pag. 72. Daselbst zahlreiche Angaben aus der früheren Litteratur. — Ferner Beyerinck, „Beobachtungen über die ersten Entwickelungsphasen einiger Cynipidengallen.“ Amsterdam 1882 pag. 180. — Appel, „Ueber Phyto- und Zoomorphosen.“ Königsberg 1899 pag. 52 ff.

Dass nach Verwundung dergleichen eintritt, ist bekannt; dass auch mechanischer Zug ähnliches vermag, wird durch die beim passiven Wachsthum auftretenden Erscheinungen wahrscheinlich gemacht. Warum sollten nicht auch chemische Reize analoge Wirkungen erzielen können? Der sicherste Weg zur Lösung derartiger Fragen wird sich freilich erst dann uns erschliessen, wenn wir gelernt haben werden, lebende Pflanzengewebe im Experiment zur Bildung gallenähnlicher Wucherungen zu veranlassen.

Mit der Frage nach der Herkunft der Gallengewebe lassen sich auch andere Probleme in Verbindung bringen: verhalten sich alle Gewebearten — Epidermis, Grundgewebe, Leitbündel — bei der Gallenbildung gleich oder lassen sich irgend welche Unterschiede constatiren? Ich habe schon früher[1]) den wichtigsten Unterschied, der sich hierbei zu erkennen gibt, berührt und will in den folgenden Zeilen noch etwas näher auf diese Frage eingehen.

Eine vergleichende Untersuchung verschiedener Gallenformen zeigt, dass die Gallengewebe vorwiegend dem Leitbündel- und dem Grundgewebe entstammen, dass aber die Epidermis, wenn sie sich überhaupt an der Bildung anormaler Gewebewucherungen betheiligt, an Leistungsfähigkeit hinter jenen zurückbleibt. Auch insofern steht die Epidermis den anderen Gewebeformen nach, als die Derivate der Epidermiszellen zumeist keiner so weitgehenden Differencirung fähig sind, wie die Abkömmlinge der Grundgewebezellen u. s. w. Auch bei Behandlung dieser Frage fühlen wir uns sehr beengt dadurch, dass bis jetzt die experimentelle Methode unsere Studien nicht zu fördern vermag. So lange uns die Handhaben zu experimentellem Arbeiten nicht gegeben sind, werden wir versuchen müssen, der einen oder andern dieser Fragen durch sorgfältige Untersuchung der von der Natur gelieferten pathologischen Bildungen näher zu treten.

Auch bei der normalen Gewebebildung der höheren Pflanzen sind im Allgemeinen die Epidermiszellen nicht zu weitgehenden Leistungen in Differencirung oder Bildung secundärer Gewebe befähigt. Complicirte Haargebilde verdanken allerdings ihren Ursprung oft einer einzigen Epidermiszelle; viele Pflanzen lassen durch Bildung von Tangentialwänden ihre Epidermis hie und da mehrschichtig werden[2]); von denjenigen, die mit mehr oder minder mächtigem „Hypo-

---

1) Vgl. II a. a. O. pag. 539.

2) Solereder: „Systematische Anatomie der Dicotyledonen“ pag. 910.

derm“ ausgestattet sind, verdanken bekanntlich manche[1]) dieses Gewebe der Theilungsfähigkeit ihrer Epidermis und bei denjenigen Familien und Gattungen, bei welchen in den Epidermiszellen durch nachträgliche Theilung die Korkbildung eingeleitet wird, können die Abkömmlinge der Epidermiszellen sehr zahlreich werden und lange erhalten bleiben. Als Beispiele für den letzten Fall nenne ich neben den Salixarten und den Pomaceen mit Haberlandt[2]) Viburnum, Nerium und Staphylea pinnata.

Die Veränderungen, welche die Zellen der Epidermis nach Einwirkung äusserer Reize erfahren können, sind sehr verschiedener Art. Der einfachste Fall ist offenbar der, in welchem das Wachsthum der Epidermis gleichzeitig mit dem der anderen Gewebeformen länger anhält als unter normalen Umständen. Das betreffende Organ wird durch das Wachsthum seiner Gewebe parallell zur Oberfläche länger bezw. breiter werden müssen. Wir nennen diese Abweichung vom Normalen die einfachste, weil mit ihr nicht das Auftreten irgend welcher neuen Qualitäten notwendiger Weise verbunden ist. Als Beispiel hierfür seien die verschieden geformten Blattbeulen auf Salvia genannt, die unter der Einwirkung von Phytopten entstehen. Die besagte einfache Abweichung von der normalen Wachsthumsbethätigung tritt übrigens nur selten auf, ohne sich mit anderen Veränderungen, die den Zellen neue histologische Charaktere geben, zu combiniren.

Eine noch bescheidene Veränderung dieser Art erfahren die Epidermiszellen dann, wenn es sich lediglich um eine Vergrösserung ihrer Zellen handelt. Wenn ausschliesslich oder vorwiegend die Aussenwände oder Theile von diesen in anormalem Flächenwachsthum sich bethätigen können, so tritt Haarbildung ein. Gerade in dieser liegt bekanntlich eine der wichtigsten Veränderungen, welche die Epidermiszellen bei Gallenbildungen erfahren können.

Die zweite Möglichkeit einer Veränderung des histologischen Charakters wäre in der Theilung der Epidermiszellen zu finden, und zwar in der Theilung der Zellen parallel zur Oberfläche. In bescheidenstem Maassstab würde sich diese Veränderung dann zur Geltung bringen, wenn nur hie und da eine Querwand parallel zur Aussenfläche sich ausbildete. Bei lebhafterer Zelltheilung im ange-

---

1) Siehe Pfitzer, „Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. III. Ueber die mehrschichtige Epidermis und das Hypoderma.“ Pringsheim’s Jahrb. f. wiss. Bot. 1872 Bd. VIII pag. 16. — Vgl. auch Solereder a. a. O. pag. 909.

2) „Physiologische Pflanzenanatomie“ 2. Aufl. pag. 123.

führten Sinne würde die normaler Weise einschichtige Epidermis zweischichtig oder vielschichtig werden müssen.

Erst bei Umwandlungen dieser Art kann die Epidermis zur Bildung von Gewebewucherungen reichlich beitragen. Vorzugsweise mit ihnen werden wir uns im Folgenden beschäftigen. Wird aus der einschichtigen Epidermis eine vielschichtige, so wird von ihr ein Charakter neu erworben, auf den die „systematische Anatomie“ grossen Werth legt. Die Frage liegt nahe, ob etwa nur diejenigen Pflanzen, deren Epidermiszellen schon normaler Weise zu Tangentialtheilungen — wenigstens bei der Korkbildung — befähigt sind, Gallen mit der besagten Betheiligung der Epidermis zu entwickeln im Stande sind, oder ob sich vielleicht anderweitige Beziehungen zwischen den normalen und den pathologischen Wachsthumserscheinungen erkennen lassen.

Der Behandlung dieser und anderer allgemeiner Fragen seien kurze Mittheilungen über Anatomie und Entwickelung einiger weit verbreiteter Gallen vorausgeschickt.

Ulmus.

Die grossen, beuligen Auftreibungen, die Schizoneura lanuginosa, eine Aphide, an den Blättern von Ulmus campestris hervorruft,[1]) sind Gallen mit mässig dicker Wandung, die durch abnormes Wachsthum der inficirten Gewebe parallel zur Oberfläche des Organes zu Stande kommen. Auf dem Querschnitt durch die Gallenwandung können wir die Zellen der oberen und unteren Epidermis und des Mesophylls deutlich von einander unterscheiden. Die Zellen der Epidermis sind gross, oft rundlich, Theilungen parallel zur Oberfläche fehlen durchaus.

Aehnlich liegen die Verhältnisse bei den auf Ulmus effusa erzeugten Blattgallen der Schizoneura compressa. Zu dem Wachsthum parallel zur Oberfläche, dem auch hier die bestimmende Rolle zukommt, tritt aber hier noch ein beträchtliches Dickenwachsthum der zum Beutel sich einstülpenden Blattlamina. Besonders in der Nähe der Anheftungsstelle sind Quertheilungen in den Zellen des Mesophylls zahlreich. Die Epidermiszellen theilen sich aber nur mit senkrecht zur Oberfläche orientirten Wänden. Tangentialwände kommen nicht vor.

Bei den zwei genannten Aphidengallen liess sich in der Wachsthumsintensität der verschiedenen Gewebeschichten, welche die Dicke

---

1) Entwickelungsgeschichtliches bei Appel a. a O. pag. 25. Daselbst auch Angaben über ältere Litteratur.

des Blattes ausmachen, kein erheblicher[1]) Unterschied feststellen. Abweichenden Verhältnissen begegnen wir bei der weit verbreiteten Galle, die Tetraneura Ulmi an verschiedenen Ulmenarten erzeugt. Bei dieser Galle können die Zellen der unteren Blatt- (der inneren Gallen-) Epidermis in ihrem Wachsthum nicht gleichen Schritt mit dem der oberen Zellenschichten halten. Die Zellen der unteren Epidermis wachsen eine Zeit lang noch passiv mit den anderen; es entstehen lang zugespitzte, spindelförmig ausgezogene Zellen, schliesslich Zellen mit haardünn verfeinerten Spitzen, die unter dem Einfluss des Zuges ähnliche Formen angenommen haben, wie sie von Glasröhren her bekannt sind, die über der Gasflamme zu Capillaren ausgezogen werden. Es entstehen dieselben Zellenformen, die bei vielen Meeresalgen als Zeugen passiven Wachsthums anzutreffen sind.[2]) Bei fortschreitender Zerrung lösen sich die einzelnen Epidermiszellen von einander ab. Ebenso wie die Zellen der unteren Epidermis, verhalten sich die ihr anliegenden Mesophyllzellen. Auch an ihnen bekundet sich das Unvermögen, bis zur endlichen Ausbildung der Galle sich am Wachsthum activ zu betheiligen. Es entstehen dieselben Zellenformen, dieselben Lücken, wie wir sie für die Epidermis soeben beschrieben haben. Man vergleiche hierzu Fig. 1.

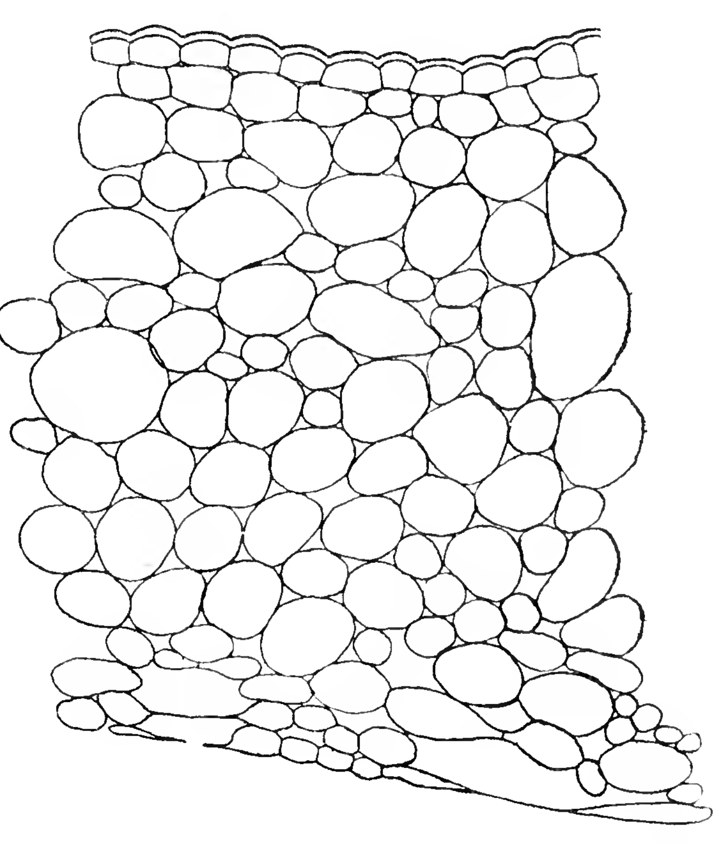


Fig. 1. Theil des Querschnittes durch die Galle der Tetraneura Ulmi.

Der Unterschied in der Wachsthumsintensität der verschiedenen Gewebeschichten ist übrigens niemals gross genug, um deutlich nachweisbare Gewebespannungen zu veranlassen. An den von mir untersuchten Exemplaren habe ich beim Anschneiden der Gallenwandungen niemals Spannungsdifferenzen nachweisen können.

---

1 Es lässt sich annehmen, dass bei Beutelgallen die Gewebeschichten an der convexen Seite ein wenig lebhafter wachsen als die der concaven Seite. Vgl. Küster I a. a. O. pag. 124.

2) Vgl. Küster E.: „Ueber Gewebespannungen und passives Wachsthum bei Meeresalgen." Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin, mathem.-naturwiss. Classe, 1899 pag. 819.

Weitere Complicationen der Wachsthumsvorgänge lernen wir bei einem Dipterocecidium der Ulme kennen, die Gallen, die ich im Sinne habe, werden von einer (meines Wissens bisher noch nicht bestimmten) Cecidomyine erzeugt[1]) und stellen kleine flaschenförmige Gebilde dar, die der Mittelrippe oder den Seitennerven ansitzen. Im ersteren Falle ist der Nerv stark geschwollen, der Halstheil der flaschenförmigen Galle ist kurz und wird auf der Oberseite des Blattes sichtbar (vgl. Fig. 2 *B*). Im anderen Fall liegt die ganze Galle ausschliesslich auf der Blattunterseite, ihre Längsachse liegt parallel zur Blattfläche, der Halstheil ist ziemlich lang (vgl. Fig. 2 *A*).

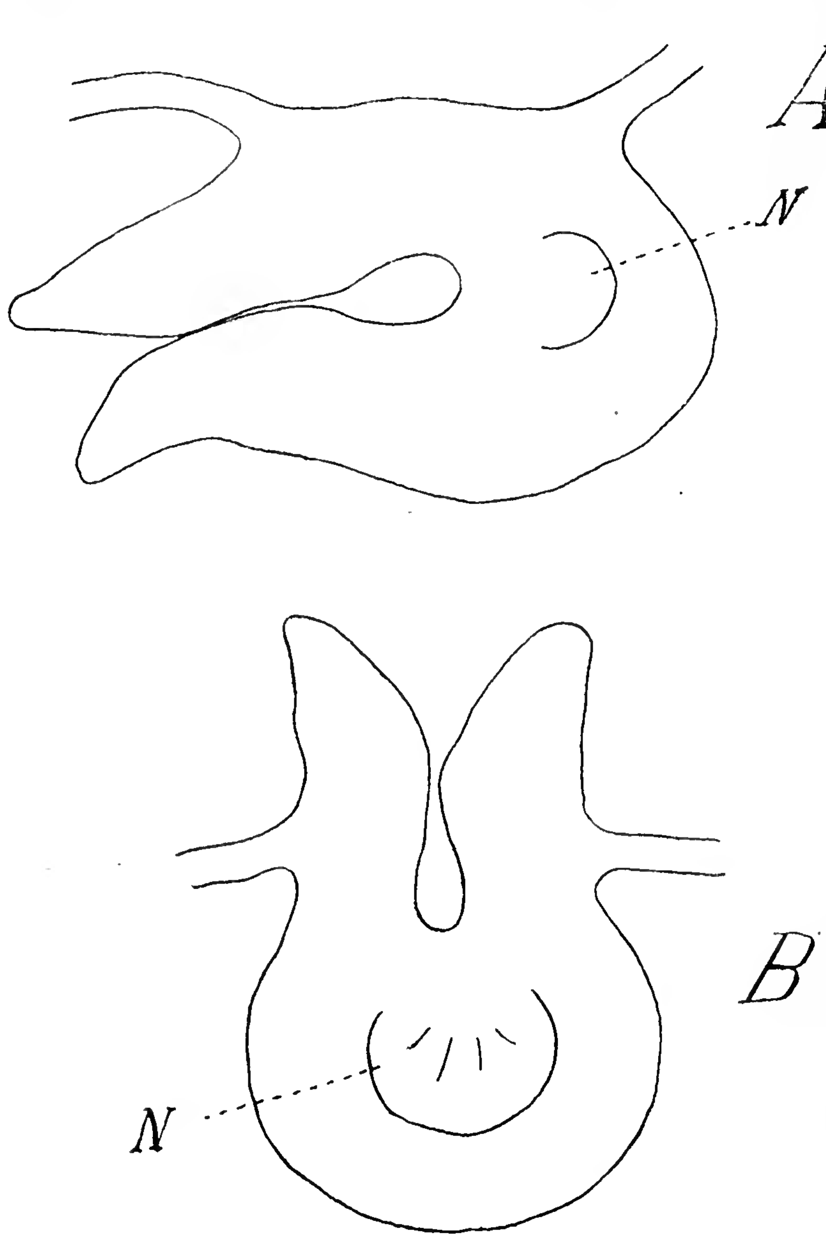


Fig. 2. Ulmengalle einer Cecidomyine. *A* eine dem Seitennerv, *B* eine dem Hauptnerv aufsitzende Galle. — *N* Blattnerv.

Die Anatomie der Galle interessirt uns nur so weit als unsere Frage nach der Betheiligung der Epidermis ins Spiel kommt. Besonders bei den der Mittelrippe aufsitzenden Exemplaren können wir uns auf Querschnitten leicht davon überzeugen, dass die oberseitigen Epidermiszellen wiederholt sich quertheilen (vgl. Fig. 3) und ein vielschichtiges Gewebe liefern. Unsere Abbildung ist nach dem Präparat einer Galle gezeichnet, bei der die Theilungen in den Epidermiszellen besonders reichlich erfolgt sind. Oft ist das von den Epidermiszellen sich ableitende Gewebe, das, wie die Figur zeigt, den Halstheil der Galle bilden hilft, etwa nur halb so stark. Dass die verschiedenen Zellenlagen wirklich Derivate der ursprünglich einschichtigen Epidermis darstellen, ist auch an ausgebildeten Gallen mit Bestimmtheit zu erkennen.

---

1) v. Schlechtendal, „Die Gallbildungen (Zoocecidien) der deutschen Gefässpflanzen". Nr. 361.

Die gleiche Theilungsfähigkeit besitzen auch die Zellen der unteren Epidermis, wie die Untersuchung der blattunterseits auf den Seitennerven (vgl. Fig. 2*A*) angehefteten Gallen zeigt. Die Zelltheilungen sind hier übrigens minder zahlreich wie bei den oberseits stehenden Mittelnervgallen, fehlten aber bei den von mir untersuchten Exemplaren niemals.[1])

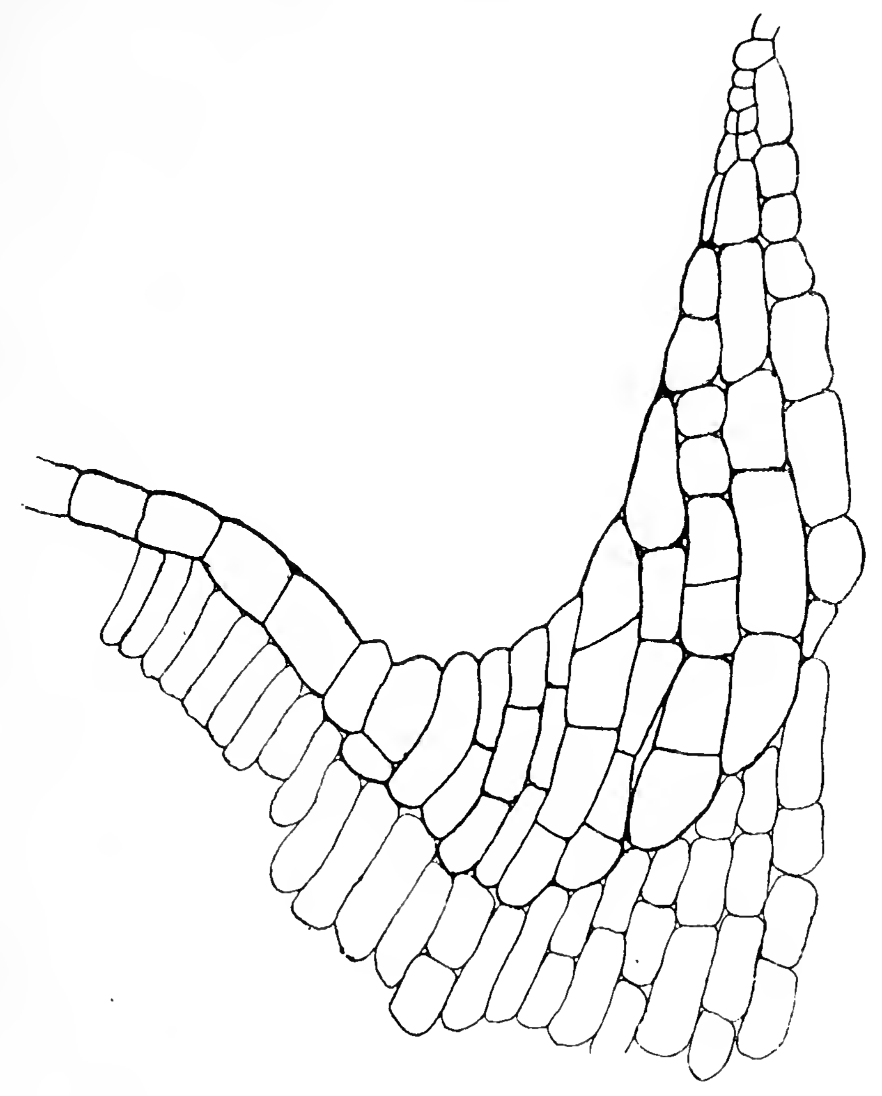


Fig. 3. Theil des Querschnitts durch eine Cecidomyinengalle der Ulme. Die Epidermiszellen haben sich durch Querwände wiederholt getheilt.

Salix.

Von den zahlreichen Gallenformen, die auf den verschiedenen Weidenarten anzutreffen sind — v. Schlechtendal zählt a. a. O. gegen 40 verschiedene Gallen auf —, seien nur vier als Beispiele hier herangezogen.

Die knorpeligen Blattrandrollungen, die an verschiedenen Weiden-

1) Anmerkung. Dass die Epidermis in dem parallel zur Oberfläche gerichteten Wachsthum hinter den andern Gewebeschichten zurückbleibt und dadurch eine Lösung des Gewebeverbandes veranlasst, wie wir es für die Galle von Tetraneura Ulmi zu constatiren hatten, ist vermuthlich keine allzu seltene Erscheinung, ist aber in den makroskopisch nicht erkennbaren Fällen bisher nicht hinreichend beachtet worden. Beispielsweise an den auf Spiraea Ulmaria auftretenden Blattgallen, die von Cecidomyia Ulmariae erzeugt werden, habe ich beobachtet, dass die untere Epidermis zuweilen vor Fertigstellung der Galle ihr Wachsthum einstellt. Da die über ihr liegenden Gewebeschichten noch weiterwachsen, lösen sich diese von ihr ab. Zwischen Epidermis und Mesophyll entsteht eine grosse Lücke. Anzeichen passiven Wachsthums habe ich nicht finden können.

Sprengungen peripherischer Gewebe, die schon bei makroskopischer Betrachtung auffallen, sind für die Hieraciumgalle von Aulax hieracii, für die Rubusgalle der Lasioptera picta u. a. wohlbekannt.

Bei der nachfolgend beschriebenen Galle lässt sich die Sprengung der oberflächlichen Gewebeschichten erst bei mikroskopischer Untersuchung erkennen.

Die Galle kommt auf den Blüthenstielen von Jacquinia Schiedeana

arten häufig sind, werden durch Phytopten erzeugt.[4]) Die Blattmasse ist an den eingerollten Stellen auf etwa das Doppelte der normalen Dicke angeschwollen. Die anormale Dickenzunahme erklärt sich durch Vergrösserung der Mesophyllzellen, auf die hie und da auch Zellentheilung folgt. Die Epidermiszellen vergrössern sich wenig oder gar nicht, sind somit an der Gallenbildung so gut wie unbetheiligt.

Durch Phytopten anderer Art[5]) werden kleine Beutelgallen, die auf der Oberfläche der befallenen Weidenblätter sichtbar sind, erzeugt. Sie entwickeln auf der Unterseite einen „Mündungswall", der den ins Galleninnere führenden Porus verengt, und fallen meist durch ihre röthliche Färbung auf. Die Gallen kommen durch reichliche Zelltheilungen im Mesophyll zu Stande, die einzelnen Zellen verlieren dabei den Formcharakter der Palissadenzellen des normalen Weidenblattes. Die Zellen der Galle sind rundlich oder polyedrisch, chlorophyllfrei oder doch chlorophyllarm. Die Zellen der Epidermis theilen sich nur durch senkrecht zur Oberfläche orientirte Wände. Viele von ihnen wachsen zu kleinen einzelligen, ziemlich dickwandigen Haaren aus.

Mez[1]) vor. Die Blüthenstiele schwellen zu rübenartigen, mehrere Centimeter langen, etwa 1 cm breiten, roth gefärbten[2]) Gallen an, deren anatomische Verhältnisse wenig Abweichendes von dem Ueblichen bieten. Interessant ist nur die Ausbildung des Hautgewebes. Mit dem intensiven Dickenwachsthum der ursprünglich schlanken Blüthenstiele kann die Epidermis der letzteren nicht gleichen Schritt halten. Die Epidermiszellen werden verdrückt, in die Länge gezogen, platten sich also stark ab, bis schliesslich ihre Aussenwand zerreisst (vgl. Fig. 4). Als dünne Lamellen heben sich die zerrissenen Membranen von der Galle ab, während die darunter liegende Zellenschicht den Charakter des Hautgewebes übernimmt. Der Process der Wandverdickung und Cutinisirung greift auf die tiefer liegenden Zellenschichten über (bei *a* in Fig. 4).[3])

---

1) Die neue Art wird demnächst publicirt werden.

2) Mir stand nur Material aus dem Kopenhagener Herbarium zur Verfügung. Herr Prof. Mez war so freundlich, mich auf die Gallen aufmerksam zu machen.

3) So weit die geringen Proben von Trockenmaterial, die ich untersuchte, ein Urtheil gestatten, scheint an den Achsentheilen von Jacquinia Schiedeana ein analoger Hautgewebeersatz normaler Weise nicht einzutreten. Solereder (a. a. O. pag. 577) gibt übrigens für Jacquinia subepidermale Korkbildung an. — Die beschriebene Galle zu bestimmen, war Herrn Dr. v. Schlechtendal, der sich um das Auffinden erkennbarer Insektenreste freundlichst bemühte, leider nicht möglich. Die Gallenwände waren von zahlreichen Fluglöchern durchbohrt, die vielen Larvenkammern bereits sämmtlich leer.

4) v. Schlechtendal a. a. O. Nr. 335.

5) v. Schlechtendal a. a. O. Nr. 346.

Die Nematus-Gallen, die umfänglichsten Gewebewucherungen der einheimischen Weidenarten, verdanken ihre Entstehung einer ausserordentlich lebhaften Theilung der Mesophyllzellen. Bei der fleischigen, linsenförmigen Galle von Nematus Vallisnerii Hrt. (= N. Capreae L.) sind die Abkömmlinge des grünen Mesophyllgewebes dadurch interessant, dass sie, zum Theil wenigstens, mit wohl ausgebildetem Chlorophyll versehen sind und als typische Assimilationszellen gelten können — ein bei Gallen ungewöhnliches Vorkommniss.[1]) Ferner fällt uns auf, dass auch die Epidermiszellen an der Bildung der Gewebewucherung sich betheiligen. Tangentialwände sind in ihnen häufig, die Epidermis wird (wenigstens stellenweise) mehrschichtig; zuweilen sind die Tangentialwände spärlich, niemals scheinen sie ganz zu fehlen.

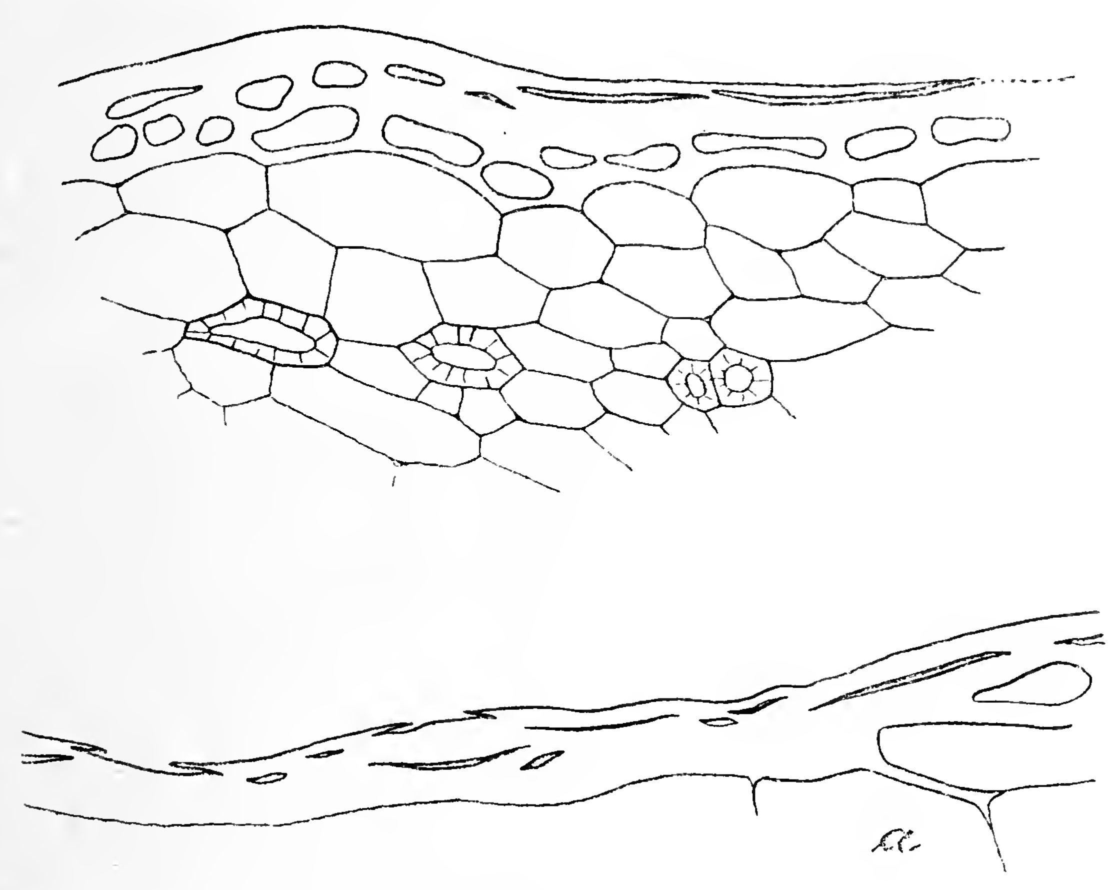


Fig. 4. Theile aus dem Querschnittsbild der Jacquiniagalle. Die oberflächlichen Zellen zerreissen, die Wände der tiefer gelegenen werden verdickt.

Beyerinck bereits constatirte in den auf Salix amygdalina erzeugten Gallen reichliche Zelltheilungen in der oberseitigen und unterseitigen Epidermis. Man vergleiche Beyerinck's Abbildung a. a. O. Tfl. I Fig. 5.

1) Entwickelungsgeschichtliches über die Galle des Nematus Vallisnerii bei Frank, „Die Krankheiten der Pflanzen" I. Aufl. pag. 781, II. Aufl. Bd. III 1896 pag. 201. — Beyerinck, „Ueber das Cecidium von Nematus Capreae auf Salix amygdalina". Bot. Ztg. 1888 Bd. 46 pag. 1 Tfl. I. — Küstenmacher, „Beiträge zur Kenntniss der Gallenbildungen etc." Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 1894 Bd. XXVI pag. 146.

Dasselbe gilt von der grossen Blasengalle des Nematus vesicator. Auch hier treten Tangentialwände in den Epidermiszellen auf.

Von grossem Interesse ist die Untersuchung der von N. gallarum erzeugten Gallen in jugendlichen Stadien, die Anfangs Mai an den Blättern verschiedener Weidenarten als längliche, verfärbte Fleckchen wahrzunehmen sind und bei oberflächlicher Prüfung kaum schon eine merkliche Schwellung des inficirten Gewebes erkennen lassen. Durch weiteres Dickenwachsthum der inficirten Stellen entstehen später flach linsenförmige Anschwellungen der Blattmasse, deren Querschnittsbild Fig. 5 veranschaulicht. Die obere Epidermis ist vielschichtig geworden; ihre Zellen haben sich an den verschiedenen Stellen sehr ungleich lebhaft getheilt und ein Gewebe von wechselnder Mächtigkeit enstehen lassen. Wo eines der spärlichen Haare sitzt (oder gesessen hat), unterbleibt diese Gewebebildung (Fig. 5 bei *H*).

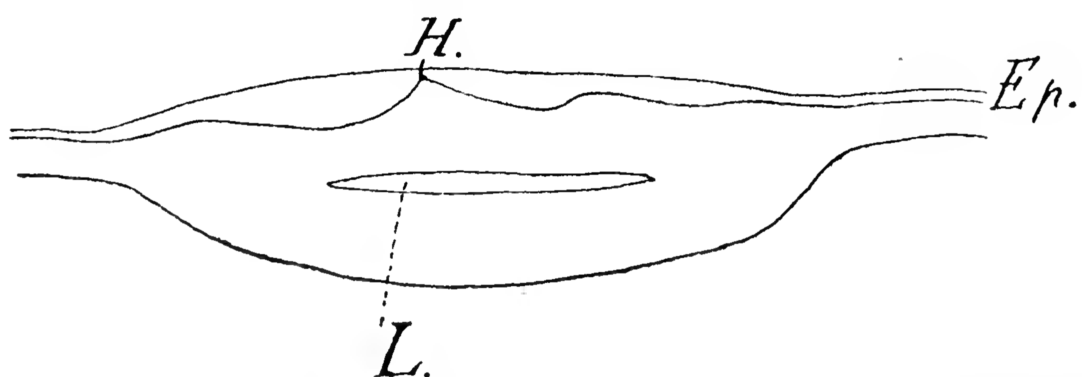


Fig. 5. Querschnitt durch eine jugendliche Galle des Nematus gallarum. *Ep* Epidermis, *H* ein Haar, *L* Larvenkammer.

Am Schluss ihrer Entwickelung stellt die Galle einen wohlgerundeten „Gallenapfel" dar, der seinem Substrat mit dünnem Stielchen angeheftet ist. Nach der Eintheilung von Lacaze-Duthiers müssen wir sie wohl zu den galles externes rechnen, sie sind aber von einer Epidermis überkleidet, die sich entwickelungsgeschichtlich von der normalen Epidermis des gallentragenden Organs ableitet. In späteren Stadien ist freilich ihre Herkunft nicht mehr deutlich zu erkennen.

Quercus.

Die Lenticularisgalle — auf Eichenblättern von Neuroterus lenticularis erzeugt — entsteht aus dem Phloëm der Blattnerven.[1]) Sie gehört zu den „freien" Gallen im Sinne Küstenmacher's, ihre Epidermis lässt sich nicht von der normalen ableiten, stellt vielmehr eine Neubildung dar. Die oberseitige und unterseitige Epidermis des

1) Eingehende entwickelungsgeschichtliche Angaben in Beyerinck's „Beobachtungen" pag. 81.

Blattes sowie das Mesophyll sind am Aufbau der Galle nicht betheiligt, sterben vielmehr in der Umgegend des Gallplastems früh ab.

Die Frühjahrsgeneration derselben Wespe, Spathegaster baccarum, erzeugt auf Eichenblättern, an den männlichen Inflorescenzen der Eiche u. s. w., blassgrüne, kugelige Geschwülste, deren Herkunft von den normalen Geweben der gallentragenden Pflanze sich an den blattbürtigen Gallen leicht erkennen lässt. Die ober- und unterseitige Epidermis sind hier durch Bildung zahlreicher Tangentialwände an der Gallenbildung stark betheiligt. Prillieux, der die Baccarum-Galle („galle en groseille") zuerst entwickelungsgeschichtlich untersuchte, sagt von den Epidermiszellen: „Le cloisonnement des cellules se répète un grand nombre de fois dans le sens tangentiel. Il se forme ainsi un nombre d'autant plus grand d'assises que les cellules sont plus rapprochées du point où a été déposé l'oeuf de l'insecte. . . . J'ai vu la masse cellulaire émanant ainsi de la couche épidermique atteindre une épaisseur au moins trente fois plus grande que celle de l'épiderme normal. On y pouvait reconnaître nettement six à huit assises de cellules qui se divisaient en outre transversalement un très grand nombre de fois".[1]) Die Zellen des Palissadengewebes liefern je eine Reihe von 4—5 isodiametrischen Zellen, besonders lebhaft aber ist die Theilung in dem tiefer liegenden Theil des Mesophylls, wo nach Prillieux die Zelltheilung ihr Maximum erreicht.

Tilia.

An den von Phytopten auf Blättern von Tilia platyphyllos erzeugten Nervenwinkelgallen[2]) sind die Zellen der unteren Epidermis stark vergrössert, hie und da zu Haaren umgestaltet. Nicht selten trifft man neben diesen andere Epidermiszellen, die sich durch eine, zwei oder mehr Tangentialwände gefächert haben.

Viburnum Lantana.

Die auffälligen Blasengallen auf den Blättern von Viburnum Lantana — Produkte einer Cecidomyine[3]) — kommen durch Bethätigung des Mesophylls zu Stande, dessen Zellen sich ausserordentlich stark vergrössern.[4]) Die Zellen der Epidermis bleiben ebenso wie die des Mesophylls ungetheilt.

---

1) Prillieux, „Etude sur la formation et le développement de quelques galles." Ann. Sc. Nat. Bot. 1876 Sér. VI Vol III pag. 120 ff. — Weitere entwickelungsgeschichtliche Angaben in Beyerinck's „Beobachtungen" pag. 88, 89.

2) v. Schlechtendal a. a. O. Nr. 516.

3) v. Schlechtendal a. a. O. Nr. 1150.

4) Abbildung bei Küster I a. a. O. pag. 123.

Auch bei den kleinen, meist schmutzigroth gefärbten Beutelgallen, die Phytoptus Viburni erzeugt und die durch abnorme Behaarung auffallen, bleiben die Epidermiszellen insofern unverändert, als niemals Tangentialwände in ihnen auftreten.

Juglans.

Das von Phytopten erzeugte „Erineum Juglandis“ [1]) ist weniger durch abnorme Haarbildung als durch starke Wucherung mancher Stellen im Mesophyll gekennzeichnet. Durch seine Wachsthumsthätigkeit entstehen auf der Unterseite des Blattes mannigfach gestaltete Gewebezapfen und -leisten. Das Wachsthum der Epidermis beschränkt sich vorwiegend auf die Richtung parallel zur Oberfläche; jedoch treten als Seltenheiten auch tangentiale Theilungen hie und da auf.

Urtica.

Die Epidermis der von Cecidomyia Urticae erzeugten Blattgallen besteht aus abnorm gestreckten, palissadenförmigen Zellen. Stellenweise wird die Epidermis zweischichtig.

Der speciellen Erörterung der oben angeführten Gallenformen wollen wir einige allgemeine Erwägungen folgen lassen.

Eine vergleichende Betrachtung der beschriebenen Gallen führt uns zunächst zu dem Resultat, dass zwischen der Wachsthums- und Theilungsthätigkeit, zu welcher die Epidermiszellen durch verschiedene Gallenreize veranlasst werden, und ihrer normalen Theilungsfähigkeit, insbesondere ihrer Befähigung zur Korkbildung, sich keine Beziehungen erkennen lassen. — Bei den Salixarten entsteht bekanntlich der Kork aus der Epidermis. Wenn sich annehmen liesse, dass bei ihnen die Epidermiszellen zur Bildung von Querwänden „inclinirten“, so zeigen andererseits mehrere der oben beschriebenen Gallen, dass auch bei den Weiden nicht jeder Gallenreiz die Epidermiszellen zu Wachsthum und Theilung in dem Sinne anregt, wie sie der Korkbildung vorangehen. Die von Phytopten erzeugten Gewebewucherungen kommen ohne Betheiligung der Epidermis zu Stande, d. h. ohne Quertheilung ihrer Zellen; bei den von Hymenopteren erzeugten Geschwulsten sind die Epidermiszellen lebhaft thätig. — Den Salix-

---

1) Frank, „Krankheiten der Pflanzen“ Bd. III pag. 47. — v. Schlechtendal a. a. O. Nr. 281.

gallen stellen wir die Gallen der Ulme gegenüber, bei der die Korkbildung durch subepidermale Zelltheilungen eingeleitet wird. Die besprochenen Aphidengallen veranlassen keine Quertheilung der Epidermiszellen; sie theilen sich dagegen reichlich bei Bildung des beschriebenen Dipterocecidiums. Als weitere Beispiele dienen die Quertheilungen, die wir für Juglans, Tilia, Urtica und Quercus constatiren konnten. Ihre Epidermis ist normaler Weise einschichtig, die Korkentstehung erfolgt bei Tilia, Juglans und Quercus subepidermal. Andererseits verweisen wir des weiteren auf die Gallen von Viburnum Lantana, dessen Phellogen von den Epidermiszellen abstammt. Bei der Gallenbildung bleiben gleichwohl die Epidermiszellen in tangentialer Richtung ungetheilt.

Die vergleichenden Betrachtungen an Weiden- und Ulmengallen zeigen am besten, dass das Schicksal der einzelnen Gewebe bei der Gallenbildung nicht in Zusammenhang mit ihren schon unter normalen Verhältnissen sich bekundenden Fähigkeiten zu bringen ist, dass vielmehr die Art des auf die inficirten Gewebe wirkenden Giftes der bestimmende Factor ist. Vielleicht gibt es überhaupt keine Pflanze oder kein Pflanzenorgan, dessen Epidermiszellen zu abnormer Wachsthums- und Theilungsthätigkeit schlechterdings unfähig sind.

Des weiteren ersehen wir aus obigen Beispielen, dass auch zwischen dem Verhalten der einzelnen Gewebearten und den verschiedenen Gruppen gallenerzeugender Thiere sich keine gesetzmässigen Beziehungen erkennen lassen. Bei den angeführten Ulmen- und Weidengallen bleibt die Epidermis einschichtig, wenn es sich um Infection durch Milben oder Aphiden handelt, sie zeigt Quertheilungen nach Infection durch Dipteren und Hymenopteren. Dass aber nicht allgemein den Milbengiften die Fähigkeit, die Epidermiszellen zu Quertheilungen anzuregen, abzusprechen ist, zeigt die von uns erwähnte Juglansgalle und lehren die von Molliard gegebenen Beschreibungen der auf Geranien auftretenden Phytoptusgallen.[1]) An den von Phytoptus Geranii inficirten Blättern des Geranium sanguineum theilen sich die Zellen der unteren Epidermis wiederholt nach allen Richtungen, so dass aus jeder Zelle ein „massif de cellules“ entsteht. Aehnliches gibt Verf. für die Gallen des Cecidophyes Schlechtendali auf Geranium dissectum an.

Wie verschieden die beiden Generationen einer Cynipide auf die Gewebe eines Eichenblattes wirken, haben wir oben schon besprochen.

---

1) Molliard, „Hypertrophie pathologique des cellules végétales. Rev. gén. de Bot. 1897 Bd. IX pag. 33. — Vgl. pl. V fig. 2.

Zum Theil werden wir uns diese Unterschiede wohl durch Differenzen im Alter der inficirten Blätter begründet denken müssen. Mit der ergiebigen Zellentheilung, zu welcher eine Diptere die oberseitigen Epidermiszellen der Ulmenblätter anregt, vergleichen wir ferner die auffallende Wirkungslosigkeit eines Dipterengiftes auf die gleichen Gewebe des Buchenblattes: bei der von Hormomyia piligera erzeugten Blattgalle bleibt bekanntlich die obere Epidermis von jeder Betheiligung ausgeschlossen, während die ihr angrenzenden Mesophyllzellen lebhaft sich theilen und weitgehende Veränderungen erfahren.[1]) Zweifellos gibt es auch Aphidengallen, bei welchen sich die Epidermiszellen durch Quertheilungen an der Wucherung betheiligen.

Aus allem ergibt sich, dass weder die Kenntniss der normalen Gewebeverhältnisse einer Pflanze, noch die Bekanntschaft der in Frage kommenden Thiergruppe uns vorherzusagen gestattet, ob und wie ein Gewebe — insbesondere die Epidermis — auf den Gallenreiz reagiren wird.

Noch weitere Betrachtungen lassen sich an unsere obigen Beispiele anknüpfen. Die oben aufgeführten Befunde im Verein mit anderen, schon bekannten, entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen machen es uns wahrscheinlich, dass bestimmte Gallengifte nur bestimmte Gewebearten zum Wachsthum anregen können. Ich erinnere von Neuem an die Entwickelung der Piligeragalle, bei welcher die obere Epidermis ganz unthätig bleibt. Es spricht nichts für die Annahme, dass der Gallenreiz, der auch in den obersten Mesophyllzellen noch wirkt, die obere Epidermis nicht mehr erreiche und daher auch nicht zum Wachsthum anregen könne. Viel wahrscheinlicher ist mir die Annahme, dass die von dem Gallengift ausgehende Wirkung nur für bestimmte Gewebe einen Wachsthumsreiz involvirt; die Zellen der oberen Epidermis sind für den Reiz unempfänglich oder „empfinden" ihn nicht als Wachsthumsreiz.

Bei den aus dem Phloëm der Blattnerven entstehenden Eichengallen wie der Lenticularisgalle wird nur dieses von dem Gallengift zum Wachsthum angeregt, obschon auch die anderen Gewebearten — Mesophyll, Epidermis — von seiner Wirkung erreicht werden und unter seiner Wirkung zu Grunde gehen.

Schliesslich gibt es auch Gallengifte, die nur auf die Epidermis zu wirken vermögen, wir denken an die bekannten Erineum-

---

1) Eingehende entwickelungsgeschichtliche Angaben bei Fockeu, „Recherches anatomiques sur les galles". Lille 1896 pag. 9 ff.

gallen.[1]) Unter der Einwirkung der von Phytopten gelieferten Giftstoffe verwandeln sich die relativ kleinen Epidermiszellen in voluminöse Schläuche. Die unter ihnen liegenden Mesophyllzellen betheiligen sich nicht am Wachsthum, und zwar nach unserer Auffassung nicht deswegen, weil sie von dem Gallengifte nicht erreicht werden, sondern weil ihre physiologische Konstitution Wachsthum als Reizwirkung ausschliesst. Dass sie aber von dem Gifte thatsächlich erreicht werden, schliessen wir aus der Verfärbung der Mesophyllzellen.[2])

Dass unsere Annahme von der Existenz specifischer Epidermisgifte etc. durch die Beobachtungen der Gallen selbst nur ungenügend gestützt wird und der Bestätigung durch das Experiment bedarf, ist uns nicht zweifelhaft.

Zum Schluss kommen wir noch einmal auf diejenigen Gallen zurück, bei welchen Epidermis und Grundgewebe sich durch Quertheilung am Zustandekommen der Gewebewucherung betheiligen. Tritt überhaupt die Epidermis in Action, so finden wir in allen Fällen die Regel bestätigt, dass die Epidermis in ihrer Leistungsfähigkeit hinter dem Grundgewebe zurückbleibt; Mesophyll, Rinde und Mark sind die eigentlich gallenbildenden Gewebe, die Epidermis betheiligt sich nur in relativ bescheidenem Maassstab. Auch hier müssen wir wieder Unterschiede in der physiologischen Constitution der verschiedenen Zellenarten voraussetzen.

Die hier gegebene Regel, die wir bei allen Gallenbildungen durchgeführt finden — Ausnahmen sind mir bis jetzt noch nicht bekannt, vielleicht dürften wir in der ungeheuren Menge unzureichend erforschter ausländischer Gallen solche vermuthen —, ist von allgemeiner Gültigkeit. Die anormale Anatomie der Pflanzen, aus der wir hier ein kurzes Capitel behandeln, kennt neben den Gallen noch anders geartete Gewebewucherungen; auch bei ihnen finden wir die gleiche Regel bestätigt.

Zunächst sei der Callusgeschwulsten gedacht, die nach Verletzung von Pflanzentheilen bald mehr, bald minder üppig an der

---

1) Als solche werden verschiedenartige, nur äusserlich sich ähnelnde Gallenformen zusammengefasst. Wir haben es hier nur mit denjenigen zu thun, die durch Bildung einzelliger Haare zu Stande kommen und auf Acer, Tilia, Fagus u. a. häufig sind.

2) Neben der Haarbildung tritt häufig noch eine beulige Auftreibung der inficirten Blattstellen ein, die dafür sprechen, dass auch die anderen Schichten des Gewebes ein geringes Wachsthum in der Richtung der Blattfläche erfahren können.

Wundfläche hervorquellen. Wir wollen auf den Begriff des „Callus" hier nicht eingehen und die Entwickelung der Callusgeschwülste nicht näher behandeln, sondern nur die Frage studieren: Welche Gewebe können durch Verwundung zu Zelltheilungen angeregt werden? Die Antwort auf die Frage ist schon von früheren Autoren gegeben worden;[1]) handelt es sich um ein cambiumführendes Organ, so übernimmt vor Allem das Cambium die Produktion des Callus; neben ihm können sich alle lebenden Zellen an seiner Bildung betheiligen — ausser der Epidermis. Stoll hat a. a. O. nachdrücklich darauf hingewiesen, dass die Epidermis von der Callusbildung ausgeschlossen bleibt. Als Ausnahme von der Regel ist Begonia zu nennen, deren Epidermiszellen durch Verwundung zu reichlichen Theilungen angeregt werden, und deren Abkömmlinge schliesslich die bekannten Blattstecklinge entstehen lassen.[2]) Die Ausnahme kann uns aber nicht hindern, das von Stoll betonte Verhalten der Epidermis auch weiterhin als die Regel anzuerkennen.

Der Unterschied zwischen der Epidermis und den anderen lebenden Geweben, der sich aus ihrer Art, auf Wundreiz zu reagiren, ausspricht, stimmt überein mit dem bei Gallenbildungen erkennbaren Unterschied, von dem oben ausführlich die Rede war.

Eine dritte Art von Gewebewucherungen sind die von Sorauer[3]) eingehend studirten „Intumescenzen". Sie kommen durch Zellenwachsthum und Zellentheilung zu Stande und zwar, wie durch Experimente festgestellt werden konnte[4]), bei Pflanzen, die „zur Zeit herabgedrückter Assimilationsthätigkeit bei Lichtarmuth eine Reizung durch erhöhte Wärme bei verhältnissmässig überreicher Wasser-

---

1) Crüger H., „Einiges über die Gewebeveränderungen bei der Fortpflanzung durch Stecklinge." Bot. Ztg. 1860 Bd. XVIII pag. 369. Stoll R., „Ueber die Bildung des Callus bei Stecklingen" Bot. Ztg. 1874 Bd. XXXII pag. 737. — Vgl. ferner Massart J., „La cicatrisation chez les végétaux." Mém. couronnés et autres mém. Acad. vég. Belgique 1898 pag. 56, 57 u. A.

2) Regel F., „Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern." Jenaische Ztschr. f. Naturwiss. 1876 pag. 447. — Hansen A., „Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen." Abhandl. Senkenb. Naturh. Ges. Bd. XII. S.-A. pag. 34.

3) „Handbuch der Pflanzenkrankheiten" 2. Aufl. Bd. I pag. 222. — „Ueber Intumescenzen." Ber. d. D. bot. Ges. 1899 Bd. XVII pag. 456. — „Intumescenzen an Blüthen." Ibid. 1901 Bd. XIX pag. 115.

4) Ausser Sorauer beschäftigte sich mit der Frage Dale Elizabeth, „Intumescences of Hibiscus vitifolius," Ann. of Bot. 1899 Bd. XIII pag. 622, und „Investigations on the abnormal outgrowths or intumescences on Hibiscus vitifolius Linn." Phil. Transact. Royal Soc. London Ser. B Vol. 194 pag. 163—182.

zufuhr erlitten haben, und auf diesen Reiz nun durch Zellstreckungen auf Kosten des vorhandenen Zellinhaltes antworten" (Sorauer). Wir constatiren, dass auch bei Bildung dieser Gewebewucherungen die Betheiligung der Epidermis entweder ganz ausbleibt oder hinter der des Grundgewebes weit zurückbleibt. In vielen Fällen wird die unthätige Epidermis von dem lebhaft wachsenden Grundgewebe zerrissen und das Grundgewebe wuchert aus der Wunde hervor. — Im Anschluss an die Intumescenzen erwähnen wir Haberlandt's „Ersatzhydathoden", [1]) eine weitere Form von Gewebewucherungen. Auch hier entsteht die Neubildung endogen. Die Zellen des Grundgewebes strecken und theilen sich, die Epidermis wird von ihnen durchbrochen.

Haberlandt's „Ersatzhydathoden" könnten uns den Uebergang zu weiteren Gewebewucherungen vermitteln, deren Aetiologie noch dunkel ist. Auch andere Reize als chemische, als Wundreize oder die durch Wasserüberschuss veranlassten, können gleichwerthige Hypertrophieen verursachen, die alle die von uns behandelte Regel bestätigen. Gewebewucherungen, die hier noch genannt werden könnten, sind in der Natur nicht selten anzutreffen, bringen aber für unsere Frage keine neuen Beiträge mehr. Ich verzichte daher auf ihre Behandlung und behalte mir vor, in anderem Zusammenhange auf sie zurückzukommen.

Halle a. S., Botanisches Institut der Universität, August 1901.

---

1) Haberlandt, Ueber experimentelle Hervorrufung eines neuen Organs an Conocephalus ovatus Tréc." Festschr. f. Schwendener, 1899, pag. 104.

Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Utricularia-Blasen.

Von

Hans Meierhofer.

Hiezu Tafel II—X.

Einleitung.

Im Herbst 1898 nahm ich im botanischen Laboratorium der Universität Zürich einige Untersuchungen vor, um mich darüber zu orientiren, in welchen Zellen sich der rothe Farbstoff bildet, welcher im Spätherbst eine so lebhafte Färbung der Blätter hervorruft. Zu gleicher Zeit beschäftigte sich Dr. Overton, der damalige Assistent des hiesigen botanischen Laboratoriums, mit der Aufgabe, die Rothfärbung auf künstliche Weise zu erzeugen. Zu derartigen Untersuchungen eignen sich Wasserpflanzen, darunter auch Utriculariaceen, am besten, wie Dr. Overton in seiner Arbeit[1]) gezeigt hat. Jene Frage der künstlichen Rothfärbung in Utricularia-Blättern und -Blasen ward sodann von Dr. Overton vorläufig gelöst, indem er durch zahlreiche Versuche überzeugend nachwies, dass das Auftreten von rothem Zellsaft in einer engen Beziehung zum Zuckerreichthum des Zellsaftes steht, und dass ferner relativ niedrige Temperaturen das Eintreten der Rothfärbung begünstigen. Diese Untersuchungen aber veranlassten eine andere, die sich auf die vergleichende Anatomie und auf die Entwickelungsgeschichte verschiedener Utricularia-Blasen erstreckte. Die Resultate dieser Untersuchungen sollen im Folgenden mitgetheilt werden.

Die vorliegende Arbeit wurde im Frühjahr 1899 begonnen und im Sommer 1901 vollendet. Die Untersuchungen über die Function und Entwickelungsgeschichte der Utricularienschläuche sind damit selbstverständlich noch nicht abgeschlossen. Es tauchen bei der Behandlung dieser Objecte gar viele Fragen auf, deren Lösung wohl nur durch zeitraubende und sehr mühsame, peinlich sorgfältige Untersuchungen möglich werden wird, besonders dort, wo es sich um die physiologischen Vorgänge handelt, die sich in den verschiedenen Theilen der complicirten Blasenapparate vollziehen. Immerhin ist es mir ge-

---

1) Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rothem Zellsaft bei Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. XXXIII Heft 2.

lungen, die bisherigen Untersuchungen anderer Forscher, welche sich mit der Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Utricularia-Blasen beschäftigt haben (Cohn, Darwin, Goebel, Hovelaque, Kamienski, Pringsheim), an einigen Stellen zu vervollständigen und unsere Kenntnisse von den fraglichen Organen zu erweitern.

Die histologische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchung wurde an Utricularia vulgaris L. vollständig durchgeführt. Dann wurden jeweilen zur Vergleichung Utricularia Bremii Heer, Utricularia minor L. und Utricularia intermedia Hayne herbeigezogen. Auch Utricularia neglecta Lehmann wurde untersucht. Soweit aber die vorliegenden Fragen in Betracht kommen, stimmt Utricularia neglecta Lehm. genau mit Utricularia vulgaris L. überein. Da diese Art zudem von verschiedenen Forschern einfach als Utricularia vulgaris var. neglecta Lehm. aufgeführt wird, so habe ich es vorgezogen, auf eine eingehendere Darstellung der Verhältnisse bei dieser Art zu verzichten.

Die Arbeit gliedert sich am natürlichsten in drei verschiedene Theile, von denen der erste die Anatomie, der zweite die Entwickelungsgeschichte und der dritte die morphologische Natur der Utricularia-Blasen, sowie die Kritik der verschiedenen, weitdivergirenden diesbezüglichen Ansichten behandelt.

I. Anatomie der Blasen.

In unserer Gegend gibt es wohl kaum ein Sumpfgebiet, in welchem nicht die eine oder andere Art der Gattung Utricularia zu finden wäre. Wenn die langen Sprosse einer kräftig entwickelten Pflanze mit ihren fein zertheilten Blättern frei im Wasser fluthen, so können sie von einem ungeübten Auge leicht mit Myriophyllum verwechselt werden. Betrachtet man aber die Pflanze genauer, so schliesst ein Merkmal sofort jeden Irrthum aus — es sind die blasenförmigen Gebilde, welche an den Blattfiedern sitzen. Dass diese rundlichen Gebilde wirklich hohl sind, wird am besten durch „Luftblasen“ demonstrirt, die sich oft in ihrem Innern befinden. Diese Thatsache hat früher zu der Annahme geführt, dass den Blasen an den Blattfiedern ausschliesslich die Function von Schwimmorganen zukomme. Cohn[1]) hat zuerst durch seine Untersuchungen an den Blasen von Utricularia vulgaris L. nachgewiesen, dass diese Gebilde Thierfallen darstellen. Drude[2]) bekennt

1) Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen. III. Heft. 1875.

2) Drude, Die insektenfr. Pflanzen (Schenk, Hndb. d. B. I. Bd. pag. 113—146).

sich zu einer vermittelnden Ansicht und will die Schläuche gleichzeitig als Schwimmorgane und Thierfallen aufgefasst wissen. Ueber ihre Bedeutung als Schwimmapparate äussert er sich u. a. pag. 134: „Sie (die Utriculariaceen) perenniren am Grunde der stehenden Gewässer, in denen sie leben, und steigen zu Beginn des Sommers mit lufterfüllten Blasen empor, um an der Oberfläche des Wassers die weitere Entwickelung zu durchlaufen.“ Und pag. 135 fährt er fort: „Als Benjamin[1]) u. a. Autoren den Bau der Blasen von Utricularia erkannt hatten, sahen sie in ihnen das Mittel der Pflanze, um die Form des Perennirens, wie sie von ihr schon lange bekannt war, normal zu vollziehen. Die lufterfüllten Utrikeln sollten das Schwimmen erleichtern, bis endlich beim Erlöschen der Vegetationskraft das durch die Ventile eindringende Wasser das Herabsinken der Pflanze auf den Grund des Gewässers ermöglichte.“

Benjamin's Hypothese von der Function der Blasen und insbesondere des Blasenventils ist nun wohl ohne Weiteres hinfällig geworden durch die später angestellten Untersuchungen von Cohn und Darwin.[2]) Immerhin sei bemerkt, dass der Ansicht, es seien die Blasen Schwimmorgane, insoferne eine gewisse Berechtigung nicht abgesprochen werden kann, als die lufterfüllten Schläuche ganz sicher das specifische Gewicht der Pflanze herabsetzen. Dass die Pflanze aber auch ohne Blasen schwimmt, ist experimentell bewiesen worden, indem man sämmtliche Blasen eines Sprosses abschneiden konnte, ohne dass deswegen die Pflanze in grössere Tiefen sank. Man hat auch schon daran gedacht, die Gasblasen einfach als Zersetzungsprodukte der in den Schläuchen vorhandenen thierischen Substanzen zu erklären. Diese Auffassung steht aber im Widerspruch mit der Thatsache, dass sich solche Gasblasen auch in Schläuchen vorfinden, die noch keine thierischen Organismen beherbergen. Vielleicht muss die Lösung der Frage nach ganz anderen Gesichtspunkten versucht werden. Ich möchte nur andeutungsweise auf einen solchen aufmerksam machen. Durch sorgfältig angestellte Versuche ist für Ciliateninfusorien, speciell Paramaecium caudatum Ehrbg., das sich in unseren stagnirenden Gewässern ja massenhaft vorfindet, nachgewiesen worden, dass schwache Säurelösungen, u. a. auch Kohlendioxyd, positiv-chemotaktisch auf die genannten thierischen Or-

1) Benjamin, Ueber den Bau und die Physiologie der Utricularien. Bot. Ztg. 1848.

2) Darwin, Insektenfr. Pflanzen. Deutsch von V. Carus. 1876.

ganismen einwirken. Ist hier vielleicht ein Zusammenhang zwischen der „Luftblase“ im Innern des Schlauches und den eindringenden Infusorien und Crustaceen vorhanden?

Zu gleicher Zeit wie Cohn, aber unabhängig von demselben, beschäftigte sich Darwin[1]) mit der Untersuchung der Utricularia-Blasen. Nur kurze Zeit nach dem Erscheinen von Cohn's Arbeit veröffentlichte er die Resultate seiner Forschungen an Utricularia neglecta Lehmann. Er bemerkt einleitend[2]): „Seitdem ich die folgende Beschreibung nach meinen eigenen Beobachtungen und nach denen meines Sohnes Francis aufgesetzt habe, ist eine wichtige Abhandlung von Prof. Cohn über Utricularia vulgaris erschienen, und es hat mir keine kleine Genugthuung gewährt, zu finden, dass meine Schilderung beinahe vollständig mit der jenes ausgezeichneten Beobachters übereinstimmt. Ich will meine Beschreibung so veröffentlichen, wie ich sie niedergeschrieben, ehe ich Prof. Cohn's Schilderung gelesen hatte.“

In neuerer Zeit haben sich Hovelaque[3]) mit der Anatomie der Blasen von Utricularia vulgaris L., Goebel[4]) mit derjenigen von tropischen, land- und wasserbewohnenden Utricularia-Arten eingehend beschäftigt.

Zum Verständniss der Entwickelungsgeschichte und Morphologie der Blasen muss die Kenntniss ihrer Anatomie vorausgesetzt werden. Da zudem verschiedene Irrthümer zu beseitigen sind, die sich auf die bisherigen Kenntnisse der anatomischen Verhältnisse beziehen, so darf ich eine kurze Darstellung des anatomischen Baues der Utricularia-Blasen nicht umgehen.

Utricularia vulgaris L.

Die Schläuche oder Blasen von Utricularia vulgaris L. erreichen eine Länge von 2,5—3 mm. Sie sind bilateral-symmetrisch und zeigen deutlich einen dorsiventralen Bau (Fig. 1 Taf. II). Die Ventralseite ist flach, die Dorsalseite dagegen stark gewölbt. Der Schlauch ist seitlich zusammengedrückt und gestielt. Wir wollen zur genaueren Orientirung die Region des Stieles als hinten, die entgegengesetzte Seite als vorn bezeichnen. Am vorderen Ende des Schlauches befindet sich rechts und links von der Medianebene je ein

1) Darwin, Insektenfressende Pflanzen.

2) op. cit. pag. 358.

3) Hovelaque, L'appareil végétatif des Bignoniacées, . . . Utriculariées. 1888.

4) Goebel, Annales du Jardin botanique de Buitenzorg Vol. IX pag. 41—119. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen III. Bd. Marburg 1891—1893.

stark verzweigtes Gebilde, das von Cohn[1]) als „Schnurrbartborsten oder Fühlfaden" bezeichnet wurde. Darwin[2]) wählte hiefür den Ausdruck „Antennen", weil ihm die ganze Blase eine gewisse Aehnlichkeit mit einem entomostraken Krustenthier zu haben schien (*a* Fig. 1). Die Bezeichnung „Antennen" ist nach ihm von allen anderen Forschern acceptirt worden. Die beiden Antennen bilden mit ihren zahlreichen Verzweigungen vor dem Eingang zur Blase eine Art Reusensystem, welches ohne Zeifel dazu bestimmt ist, grössere Thiere von dem Eindringen in die Blase abzuhalten. Rechts und links vom Blaseneingang sind einzelne Zellen der Schlauchwandung zu Trichomen mit spitzer Endzelle ausgewachsen (*tr* in Fig. 1 und den übrigen Abbildungen fertiger Blasen). Ihre Zahl schwankt zwischen zwei, drei bis acht auf jeder Seite. Eine bestimmte Gesetzmässigkeit lässt sich in ihrem Auftreten nicht erkennen, so wenig wie in der Ausbildung der Antennen. Die Stärke der letzteren besonders variirt sehr, je nachdem die Lebensbedingungen für die betreffende Pflanze mehr oder weniger günstig sind. An gesunden, grossen Schläuchen sind die Antennen recht kräftig entwickelt und besonders stark verzweigt, während sie an weniger robusten Blasen oft nur rudimentär auftreten. Cohn's[3]) Figur 9 stellt eine Blase mit sehr schlecht entwickelten Antennen dar.[4])

Der Eingang zur Blase befindet sich auf der flachen Ventralseite und erscheint von aussen gesehen als eine eliptische oder rechteckige Vertiefung, an deren Basis eine schmale Spalte quer zur Medianebene verläuft (Fig. 2). Um die Verhältnisse am Eingang und im Innern genauer studiren zu können, führen wir einen medianen Schnitt durch eine ausgewachsene Blase (Fig. 9 Taf. III). Die Wandung der Blase ist sonst überall zweischichtig; ist aber der Schnitt genau median geführt, so sieht man zwischen der inneren und der äusseren Zellschicht wenige schmale Zellreihen, die dorsal- und ventralwärts verlaufen und als Fortsetzung des aus dem Blasenstiel tretenden Gefässbündels erscheinen (*lb* Fig. 9 und Fig. 3). Die Zellen sind aber so schmal, dass man es fast dem Zufall zu verdanken hat, wenn

1) op. cit. pag. 85.

2) op. cit. pag. 360.

3) op. cit. Taf. I.

4) Die Antennen der im Wasser lebenden Utricularia-Arten sind überhaupt relativ klein gegenüber denen von Landformen, wo sie häufig in Gestalt eines den ganzen Eingang überdachenden Lappens ausgebildet sind.

sie im Schnitt getroffen werden, und das ist wohl auch der Grund, warum bei Medianschnitten durch fertige Blasen diese Zellreihen meist nicht eingezeichnet sind. Cohn's[1]) Längsschnitt ist schief geführt, daher verschwinden die „Leitbündel" bald nach ihrem Austritt aus dem Stiel, während sie in Wirklichkeit dorsal und ventral erst am vorderen Rand der Blase endigen. Hovelaque[2]) bezeichnet diese Zellreihen als „fibres primitives" und hat sie meines Wissens zuerst richtig im Querschnitt dargestellt (vgl. auch Fig. 10*lb* Taf. III), während er sie im Längsschnitt nur oberflächlich andeutet. Ein tadelloser Medianschnitt durch die Blase einer tropischen Utricularia ist zum ersten Mal von Goebel[3]) gezeichnet worden.

Am vorderen Ende setzt sich die dorsale Blasenwandung ins Innere des Schlauches fort und bildet die Klappe, welche den Eingang verschliesst.[4]) Die Klappe ist an der ausgewachsenen Blase zweischichtig (*kl* in Fig. 6, 9, 13, 15, 17 u. a.). Sowohl die Zellen der inneren als auch der äusseren Schicht unterscheiden sich wesentlich von denen der eigentlichen Schlauchwandung. Die Zellen der äusseren Schicht werden gegen den unteren Rand der Klappe hin immer kleiner und schmäler, gruppiren sich um einen Mittelpunkt (*C* in Fig. 11 Taf. III), und es zeigen ihre Seitenwände jene eigenthümlichen Querleisten an ihren Membranen, wie man sie an den Zellen mancher Blumenblätter beobachten kann (Fig. 4 u. 5). An den vielen Klappen, die ich untersuchte, habe ich aber nie Zellen mit Ringfaserverdickung finden können, wie sie Cohn[5]) gesehen zu haben glaubt. Die Zellmembranen der inneren Klappenschicht sind ebenfalls verstärkt und zeigen oft die wunderlichsten Verbiegungen und Verkrümmungen mit Verdickungsleisten in den Ecken oder in der Mitte langer Seitenwände (Fig. 12 Taf. III), kurz, man könnte auf die Klappe von Utricularia vulgaris L. genau die gleiche Beschreibung anwenden, wie sie Goebel[6]) für die Klappe von Utricularia flexuosa, einer indischen Wasserutricularia, gibt. Alle diese Verstärkungen und Versteifungen haben wohl

1) op. cit. Fig. 9 Taf. I.

2) op. cit. Fig. 550, 564, 565.

3) Annales vol. IX.

4) Aus Cohn's Darstellung ist dieser Zusammenhang der Klappe mit der eigentlichen Blasenwand nicht ersichtlich. Seine Zeichnung, die selbst in die neuesten Lehrbücher aufgenommen wurde, lässt uns im Unklaren darüber, in welcher Weise eigentlich die Klappe mit der Blasenwand verbunden ist.

5) op. cit. pag. 85.

6) Annales.

den Zweck, der Klappe diejenige Festigkeit und Elasticität zu verleihen, welche nöthig ist, um sie wieder in die alte Lage zurückzuführen, nachdem ein Thier den Weg ins Innere gefunden hat.

Die Klappe wird jedenfalls ziemlich stark nach unten gepresst. Darwin[1]) u. a. Forscher haben öfters beobachten können, dass Thiere, die nur mit einem kleinen Theil ihres Körpers in die Blase vorgedrungen waren, trotz aller Anstrengungen nicht wieder loskommen konnten. Die Klappe ist seitlich mit der Blasenwand und im hinteren Theil auch rechts und links mit dem gleich zu besprechenden „Widerlager" verwachsen (siehe *kl* in Fig. 6, 13, 15 und 16). Nur in der Mitte hat sie so viel Spielraum, dass sie von einem eindringenden Thier etwas gehoben werden kann.

Das „Widerlager" ist ein fester, widerstandsfähiger Gewebekörper, welcher den Abschluss der ventralen Blasenwand nach vorn bildet, und auf dem die Klappe im Ruhezustande aufliegt (*w* in Fig. 7, 9, 15, 16, 17). Darwin[2]) wählte für dieses Gebilde den Ausdruck „Kragen", Cohn[3]) die Bezeichnung „Kinnlade", während Goebel[4]) dafür „Widerlager" vorschlägt. Ich werde in der Folge den letzteren Ausdruck immer anwenden, weil er mir am zutreffendsten erscheint, und weil dabei Missverständnisse in Bezug auf die Function dieses Gewebekörpers von vorneherein ausgeschlossen sind. Aus dem gleichen Grunde sehe ich auch davon ab, die Bezeichnung „Backen" weiterzuführen, womit Cohn[5]) jene Zellschichten benennt, die als Fortsetzung der Blasenwand gegen die Antennen hier erscheinen (*ba* in Fig. 13 Taf. III). Schon Darwin hat auf die ausserordentliche Wichtigkeit des Widerlagers für die constante Form der Blase hingewiesen. Ohne diesen massiven Gewebekörper wäre aber auch ein richtiges Functioniren der Klappe undenkbar. Das zeigt sich am deutlichsten, wenn man mit einem Scalpell das Widerlager entzweischneidet. Sofort sinkt die Blase von beiden Seiten her zusammen unter gleichzeitiger Faltung der Klappe, so dass von einem vollständigen Verschluss des Blaseneingangs keine Rede mehr sein kann.

Die äusserste Zellschicht des Widerlagers besteht am Eingang zur Blase aus schmalen Zellen, deren Seitenwände ziemlich stark verdickt sind und mitunter noch Verdickungsleisten aufweisen (Fig. 18

1) op. cit. pag. 361, 363, 366.
2) op. cit. pag. 361.
3) op. cit. pag. 83.
4) Annales vol. IX.
5) op. cit. pag. 83.

Taf. IV). Diese Zellwandverdickung nimmt gegen das Innere ab, dafür werden die Zellen grösser und rundlicher. Auf der Innenseite der Blase besteht das epidermale Gewebe des Widerlagers aus den papillenartig erhöhten Basalzellen der zweistrahligen Drüsen (*zwd* in Fig. 7, 9, 17, 18).

Eine ausgewachsene Blase von Utricularia vulgaris L. besitzt vier typische Drüsenformen. Den einfachsten Bau zeigen die knopfartigen Drüsen[1]), welche sich sowohl auf der Aussenseite der Blasen, als auch auf Blatt- und Sprossoberfläche befinden. (Fig. 19, Taf. IV.) Auf einer ins Gewebe versenkten Basalzelle ruht eine kurze Stielzelle (auch Gelenkzelle genannt), die ihrerseits wieder zwei rundliche Endzellen trägt. Meist senken sich die epidermalen Zellen der Blasenwand etwas gegen eine solche Drüse hin, so dass um dieselbe eine schwache Vertiefung entsteht, welche vielleicht als eine Art Sammelbecken für ein von der Drüse abzusonderndes Secret dient.

Von oben gesehen haben die beiden Endzellen die grösste Aehnlichkeit mit den Schliesszellen von Spaltöffnungen. (Fig. 20, Taf. IV.) Die Frage, ob man es hier nicht mit metamorphosirten Spaltöffnungen zu thun habe, ist schon oft aufgeworfen, aber bis jetzt noch nicht entschieden worden. Die Entwickelungsgeschichte der Drüsen gibt keine Anhaltspunkte in dieser Richtung. Als eine Bestätigung im negativen Sinne müssen auch die Beobachtungen aufgefasst werden, die Goebel an einer landbewohnenden Form, Utricularia orbiculata Wall. gemacht hat, wo sich solche Drüsen neben wohl ausgebildeten, typischen Spaltöffnungen befinden.

Die Klappe ist auf ihrer Aussenseite mit vielen dreitheiligen Drüsen besetzt, die wir Köpfchendrüsen nennen wollen (*kd* in

---

1) In den jüngsten Stadien der Blatt- und Schlauchanlagen sind diese mit zahlreichen Drüsen besetzt, die sich von den knopfartigen Drüsen nur durch ihre Grösse unterscheiden (Fig. 8, Taf. II). Ich sehe daher davon ab, sie als besonderen „Typus“ aufzuführen. Diese Drüsen sind protoplasmareich und sondern viel Schleim ab. Ihre Zahl nimmt mit der Entfernung von der Vegetationsspitze rasch ab, auch werden sie braun und hinfällig und verschwinden schliesslich ganz. Ihre Bedeutung ist noch nicht sicher festgestellt. Es liegt nahe, zu vermuthen, dass ihnen die Aufgabe des Schutzes dieser jüngsten Pflanzentheile zukomme, sei es gegen Austrocknung, sei es gegen Schneckenfrass; denn nur in den Winterknospen sind diese zarten Theile zudem noch durch die derben, resistenten Winterblätter geschützt, deren zahlreiche, dichtgedrängte Borsten vermöge ihrer Kalkinkrustation einen wirksamen Schutz gegen äussere, schädigende Einflüsse bieten.

Fig. 2, 9, 13, 15, 17). Man kann an ihnen deutlich eine mehr oder weniger stark ausgezogene Basalzelle (*b* Fig. 21, Taf. IV), eine kleine Mittel- oder Gelenkzelle (*g*) und eine End- oder Köpfchenzelle (*e*) unterscheiden.[1]) Die Köpfchenzelle zeigt im Leben auffallend grosse Vacuolen, deren Inhalt alkalisch reagirt. Legt man Schläuche in sehr verdünnte Methylenblaulösung, so tritt im Zellsaft der Köpfchenzellen nach wenigen Stunden eine prächtig blaue Färbung auf, während das feinkörnige Protoplasma des Primordialschlauches ungefärbt bleibt. Fig. 21, Taf. IV stellt eine Partie der Klappe mit typischen Köpfchendrüsen dar. Cohn's[2]) Abbildung der Köpfchendrüsen ist stark schematisirt, auch sind die Membranen viel zu dick gezeichnet. Es kommt mitunter vor, dass die Endzelle in der Längsrichtung nochmals getheilt wird (Fig. 64, Taf. X), analog den Drüsen auf Blatt- und Sprossoberfläche. Hie und da zeigt sogar die Gelenkzelle Viertheilung (Fig. 22, Taf. V). Die Endzellen der Köpfchendrüsen können sehr verschiedene Formen annehmen, auch ist ihre Insertion an der Gelenkzelle oft modificirt, wie dies z. B. Fig. 14, Taf. III zeigt. Gegen den unteren Klappenrand hin treten die Drüsen weniger zahlreich auf, auch wird die Basalzelle immer kürzer. Diese letztere Einrichtung hat wohl den Zweck, Thiere, welche die Drüsen absuchen, allmälich gegen den Blaseneingang hinzuleiten. Büsgen[3]) hat ferner nachgewiesen, dass die Endzellen der Köpfchendrüsen eine schleimige Substanz absondern, die auf chemotaktischem Wege kleine Wasserthiere anlockt. Dazu kommt noch ein weiterer Umstand, dem wohl bis jetzt zu wenig Beachtung geschenkt wurde und den ich ganz besonders hervorheben möchte. Die Zellen der Klappe sind nämlich glashell, wodurch die Klappe fast vollkommen durchsichtig wird. Oft habe ich beobachten können, dass kleine Crustaceen mit aller Gewalt gegen die Klappe vordrangen, als ob es für sie dort gar kein Hinderniss gäbe. Nachdem die Thierchen das Labyrinth der Antennenverzweigungen und Drüsen passirt haben, erscheint ihnen wohl der untere Klappenrand als die Oeffnung, durch welche sie entrinnen können. Die vordringenden Crustaceen haben mich in ihrem Benehmen lebhaft an Sperlinge erinnert, welche sich

1) Ganz analog gebaute Drüsen hat Merz (Untersuchungen über Anatomie und Samenentwickelung der Utricularien und Pinguicula, Diss. Bern 1897) auf der Klappe von Utricularia purpurea beobachtet.

2) op. cit. Fig 10, Taf. I.

3) Büsgen, Ueber die Art und Bedentung des Thierfanges bei Utricularia vulgaris. Ber. d. D. bot. Gesellschaft 1888.

etwa in ein Zimmer verirren, und dann gegen die Scheiben prallen, weil sie glauben, an solchen durchsichtigen Stellen das Freie gewinnen zu können. Bei den Utricularia-Blasen wird aber durch den Stoss die Klappe gehoben, das Thier gleitet ins Innere und ist erst jetzt gefangen.

Besonders auffällig ist ferner eine eigenthümliche Drüse in der Mitte des unteren Klappenrandes. Sie besitzt eine grosse, kugelige Endzelle, eine Gelenkzelle und eine verhältnissmässig kurze Basalzelle.[1]) Rechts und links von dieser Drüse befinden sich je zwei starre, borstenartige Trichome. Die Drüse ist in Fig. 2 und 23 abgebildet. In Fig. 23, Taf. V, sind zugleich die Insertionen zweier Trichome an der Klappe dargestellt.

Das Widerlager ist auf der Innenseite der Blase dicht mit zweistrahligen Drüsen besetzt. (Fig. 7, 9, 17, 18, 24.) Auf einer uhrglasförmig emporgewölbten Basalzelle stehen zwei lange, haarförmige Zellen, die nirgends eine Querwand zeigen. An der Basis schliessen sie auf eine kurze Strecke weit eng aneinander und sind da zu einer Art „Stiel“ verschmälert. An den basalen Partien zeigen die Zellen Verdickung der Membranen, welche sonst äusserst zart und mit einem feinen Primordialschlauch ausgekleidet sind.

Die ganze innere Blasenwand ist mit Ausnahme des Widerlagers mit zahlreichen, vierstrahligen Drüsen bedeckt, welche in ihrem Baue grosse Aehnlichkeit mit den vorhin besprochenen, zweistrahligen Drüsen zeigen. Ihre linsenförmig emporgewölbten Basalzellen sind, verglichen mit den übrigen Zellen der Blasenwandung, äusserst klein. Auf der Basalzelle aber stehen hier vier Zellen, die im unteren Theil auch zusammenschliessen und stielartig verengt sind. Oberhalb des „Stieles“ aber biegen die vier Zellen in horizontaler Richtung um, so dass wir das Bild bekommen, wie es Fig. 25, Taf. V, im Profil und Fig. 26 im Grundriss darstellen. Zwei der haarförmigen Zellen sind nach vorn, zwei nach hinten gerichtet. Das eine Zellenpaar bleibt auch im völlig entwickelten Zustande kürzer als das andere. Immer stehen die nach der gleichen Seite gerichteten Zellen seitlich von einander ab. Wenn wir in eine der vier Zellen der vierstrahligen Drüsen da eintreten, wo sie an der Basalzelle inserirt ist, so haben wir eine continuirliche Röhre bis zur äussersten Spitze dieses Drüsenarmes. Auch hier sind die basalen Partien zur Erhöhung der Festigkeit verdickt. Die Zellen sind mit einem äusserst feinen Protoplasmabelag austapezirt und besitzen oberhalb des „Stieles“ einen deutlichen Kern. Ihre Membranen sind so straff gespannt, dass es

1) Nach Goebel (Pflanzenbiolog. Schildergn.) besitzt auch Utricularia stellaris auf der Schlauchklappe eine solche auffällige, schleimabsondernde Drüse.

einem Thier kaum gelingt, die Zellen seitlich etwas zu verschieben, selbst wenn es die verzweifeltsten Anstrengungen macht, um sich zu befreien. Da aber die Membranen an den in Betracht kommenden Partien äusserst zart sind, so kann diese Starrheit der Fortsätze wohl nur durch ihren starken Turgor erklärt werden.

Bis jetzt habe ich diese Darstellung der zwei- und vierstrahligen Drüsen in den Abbildungen der bisherigen Publikationen noch nirgends gefunden.[1]) Meist sind die haarförmigen Zellen so eingezeichnet, als wären sie an einer eigentlichen Stielzelle abgesetzt. Ich selber neigte anfänglich auch zu dieser irrthümlichen Ansicht, wurde aber durch die Entwickelungsgeschichte über den richtigen Bau aufgeklärt. Dass bei solchen Untersuchungen gut fixirtes und in Celloidin gebettetes Material alle Täuschungen ausschliesst, ist wohl selbstverständlich.

Die Blasen der übrigen, einheimischen Utricularien zeigen im Allgemeinen alle den gleichen anatomischen Aufbau, wie diejenigen von Utricularia vulgaris L. Es lag für mich nahe, nach allfälligen systematischen Unterschieden zu suchen. Solche hoffte ich besonders bei Utricularia intermedia Hayne zu finden, welche ja als eine Art Uebergangstypus zwischen land- und wasserbewohnenden Utriculariaceen betrachtet werden muss. Ich habe die diesbezüglichen Untersuchungen in der sorgfältigsten Weise durchgeführt, aber mit negativem Erfolg. Immerhin zeigten sich einige Abweichungen, die im Folgenden angeführt werden sollen.

Utricularia Bremii Heer und Utricularia minor L.

Beide Arten unterscheiden sich in ihrer Anatomie von Utricularia vulgaris L. nur durch die vierstrahligen Drüsen auf der Innenseite der Blasen. Hier sind alle vier Drüsenzellen, auch die kürzeren, nach der gleichen Seite gerichtet. (Fig. 27, Taf. V, stellt die vierstrahligen Drüsen von Utricularia Bremii Heer, Fig. 28 diejenigen von Utricularia minor L. dar.) Die Drüsen entwickeln sich anfänglich ganz gleich wie die entsprechenden von Utricularia vulgaris. Im Laufe der weiteren Entwickelung kann man aber beobachten, dass die kürzeren Zellen allmählich eine Drehung gegen die längeren hin ausführen.

Utricularia intermedia Hayne.

Diese Art unterscheidet sich von Utricularia vulgaris L. in der Anatomie der Blasen ebenfalls nur durch die vierstrahligen Drüsen. Während nämlich bei Utricularia vulgaris die gleichsinnig

1) Vgl. indes Goebel, Pflanzenbiol. Schild. II pag. 178.

gerichteten Zellen seitlich von einander abstehen (Fig. 26), liegen hier je zwei Zellen hart neben einander, wenn sie nicht durch die Präparation verletzt worden sind (Fig. 29). Ich habe oftmals die Controle bei Blasen ganz verschiedener Exemplare von Utricularia intermedia gemacht und die Zellen immer in der gleichen, charakteristischen Lage gefunden. Nach Darwin[1]) und Hovelaque[2]) hat übrigens auch Utricularia montana vierstrahlige Drüsen von diesem Typus.

Ferner habe ich beobachten können, dass bei Utricularia intermedia die knopfartigen Drüsen auf der Oberfläche des Schlauches hie und da an den Endzellen eine secundäre Querwand zeigten, so dass also auf der Gelenkzelle vier kleinere Zellen ruhten, statt zwei (Fig. 30) analog den Drüsen auf der Unterseite der Blätter von Pinguicula alpina L.[3])

II. Entwickelungsgeschichte der Blasen.

Die Entwickelungsgeschichte der Blasen unserer einheimischen Utriculariaceen ist meines Wissens bis jetzt noch nirgends eingehend und zusammenhängend dargestellt worden. Einzelne Entwickelungsphasen finden sich allerdings in den Abbildungen verschiedener Autoren (Darwin, Goebel, Hovelaque, Pringsheim), aber die Darstellung eines ununterbrochenen Entwickelungscyclus fehlt. Was man bei den bisherigen Untersuchungen überall vermisst, ist die graphische Darstellung der Entwickelungsgeschichte der verschiedenen Drüsenformen.

„Mein Sohn und ich verwandten viel Zeit auf diesen Gegenstand, aber mit geringem Erfolg", so leitet Darwin[4]) den Abschnitt „Ueber die Entwickelung der Blasen" ein. Fürwahr, nicht besonders ermuthigend für mich, und leider wurde ich anfänglich nur zu oft in unangenehmer Weise an diesen Ausspruch erinnert.

Im Sommer 1899 sammelte ich von den verschiedenen Utricularia-Arten Alkoholmaterial, doch wurde im Laufe des Sommers 1900 lebendes Material zur nachträglichen Controle herbeigezogen.

Die beiden einzigen Stellen, wo sich die verschiedenen Entwickelungsstadien der Blasen genau verfolgen lassen, sind die Winterknospen (Hibernakeln, Turionen) und die Vegetationsspitzen.

1) op. cit. pag. 391, Fig. 28.
2) op. cit. pag. 711, Fig. 612.
3) Vgl. Goebel, Pflanzenbiolog. Schildergn. II pag. 126.
4) op. cit. pag. 382.

Vom Monat August an — bei anhaltend trockenem Wetter schon früher — legen unsere einheimischen Utriculariaceen Winterknospen oder Hibernakeln an. Dass Trockenheit die Bildung von Winterknospen beschleunigt, konnte ich öfters constatiren. Im Frühjahr 1900 zog ich aus Hibernakeln von 1899 Utricularia vulgaris L. in Cultur. Anfangs Juni vergass ich einmal längere Zeit, den Pflanzen wieder Wasser zuzuführen, so dass das Gefäss fast vollständig austrocknete. Da zeigte sich die auffallende Erscheinung, dass alle, auch die kleinsten Sprossenden, schon Winterknospen gebildet hatten, die freilich etwas zwerghaft aussahen. Am 3. Juli 1899 fand ich Utricularia intermedia Hayne an einer sehr trockenen Stelle des alten Glattlaufes bei Rümlang. Jeder blatttragende Spross trug bereits eine Winterknospe, während Exemplare der gleichen Art, die aber am 22. September 1900 gesammelt wurden, noch keine Hibernakeln zeigten. Freilich waren diese letzteren Pflanzen reichlich mit Wasser versehen. Es ist dies um so auffallender, als ja Utricularia intermedia Hayne nach ihrem Bau und ihrer Lebensweise von allen unseren einheimischen Arten als am geeignetsten erscheint, sich dem Leben auf dem Lande anzupassen. Es liegt nahe, anzunehmen, dass die einzelne Pflanze durch Bildung von Winterknospen in dem Momente für die Erhaltung der Art sorgt, wo sie Gefahr läuft, infolge der ungünstigen Lebensbedingungen zu Grunde zu gehen.[1]) Diese Annahme rechtfertigt sich um so eher, als man bei uns selten fructificirende Exemplare findet. Ich selber habe nie solche beobachten können, trotzdem ich mir die grösste Mühe gab, Samen aufzufinden. Utricularia vulgaris L. speciell scheint in gewissen Gegenden allerdings eher zu fructificiren als bei uns; denn es standen z. B. Kamienski[2]) genügend Samen zur Verfügung, um die Keimung zu verfolgen. Bezüglich der übrigen Arten bemerkt er aber[3]): „Die Keimung konnte ich wegen Mangels an entsprechendem Samenmaterial nicht beobachten."

Löst man an einem Sprossende die äusseren Blätter los, welche die Vegetationsspitze umhüllen, so kann man von blossem Auge oder mit der Lupe junge Schläuche am Grunde der Blattfiedern

---

1) Wie schon Goebel (Pflanzenbiolog. Schilderungen II pag. 360) auf Grund von Versuchen an Myriophyllum gezeigt hat.

2) Kamienski, Vergleichende Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Utricularien. Bot. Ztg. 1877 Nr. 48.

3) op. cit. pag. 775.

wahrnehmen. Sie sind aber in ihrer Entwickelung schon weit vorgeschritten. Will man die ersten Schlauchanlagen bekommen, so legt man eine mit den jüngsten Blättern herauspräparirte Vegetationsspitze unter das Deckglas, setzt etwas concentrirtes Chloralhydrat oder Kalilauge hinzu und übt einen leichten Druck auf das Deckglas aus. Die einzelnen Theile werden dadurch recht deutlich blossgelegt. Zur Herstellung von Dauerpräparaten ist es vortheilhafter, Winterknospen oder Vegetationsspitzen in Celloidin einzubetten, dieses in einem Gemische von 9 Theilen Glycerin und 1 Theil 80proc. Alkohol zu härten, und dann Längs- und Querschnitte auszuführen. Man kann zwar auch Schnitte herstellen, ohne die Objecte einzubetten, aber dann fallen die einzelnen, nur lose zusammenhängenden Partien leicht auseinander. Sämmtliche Schnitte wurden von freier Hand ausgeführt. Zum Studium der Entwickelungsgeschichte der Drüsen besonders ist die Tinktion der Schnitte mit Hämatoxylin oder Hämalaun unerlässlich.

Utricularia vulgaris L.

Die jüngsten Blätter, an denen die Blasenanlagen sichtbar sind, lassen nur geringe Fiederung erkennen, und die einzelnen Segmente sind noch stumpf, abgerundet (Fig. 31 Taf. VI). An der Basis des Blattes bemerkt man bald da, wo das erste Fiederblättchen sich entwickeln sollte, ein auffallend kurzes, gedrungenes Segment, es ist die junge Schlauchanlage (*scha* in Fig. 32). In einem etwas späteren Stadium erscheint diese Anlage als eine Kugel, die auf einem sehr dicken Stiele sitzt, und gleichzeitig bildet sich ungefähr im Aequator dieser Kugel eine Gewebewucherung, die sich als Querwulst zu erkennen gibt (*qw* in Fig. 32 und 33). Diese Partie wird später zur ventralen Blasenwand mit dem Widerlager. Infolge ungleichen Flächenwachsthums krümmt sich der dem Stiel abgewendete Pol (*p* in Fig. 32 und 33), und es entsteht oberhalb des Widerlagers eine Vertiefung. Im Laufe der weiteren Entwickelung krümmt sich die Spitze dieses Poles einwärts gegen den Querwulst (Fig. 34). Dadurch entsteht eine Höhlung, die bis auf einen schmalen Eingang verschlossen ist, welcher, von aussen gesehen, als eine quer zur Medianrichtung verlaufende Spalte erscheint (*sp* in Fig. 35). Die seitliche Blasenwand wird gebildet durch die rechts und links sich emporkrümmenden Ränder des Blattsegmentes, das zu einem Schlauch umgewandelt wird. Um diese jüngsten Entwickelungsphasen möglichst drastisch darzustellen, möchte ich den noch unveränderten Blattabschnitt, aus dem der

Schlauch sich bilden soll, mit der flach ausgebreiteten Hand vergleichen. Drücken wir diese seitlich etwas zusammen, so entsteht auf der inneren Handfläche eine Vertiefung, welche gegen den Unterarm hin durch die Handwurzel, nach vorn durch die Fingerglieder begrenzt ist. Krümmen wir nun die Finger allmählich einwärts, so führen sie genau die gleiche Bewegung aus wie der obere Pol (*p* in Fig. 32, 33, 34) der jungen Blasenanlage. Der von der geschlossenen Hand umgrenzte Raum würde dem Hohlraum des Schlauches entsprechen.

Indem nun die Zellen auf der dem Eingang abgewendeten Seite stärker wachsen als die der übrigen Partien der Blasenwandung, wird der Hohlraum immer grösser. Von einer Bildung des Hohlraumes „durch Zerreissungen im Zellgewebe", wie P. Reinsch[1]) annahm, kann also keine Rede sein. Aber auch Pringsheim's[2]) Anschauung über die Entwickelung der Blasen beruht auf einem Irrthum. Er bezeichnet die Anlage der ventralen Blasenwand als „secundären", diejenige der dorsalen Partie als „primären Vegetationskegel" und bemerkt pag. 104: „Diese zu einander geneigten Organe, der primäre und der secundäre Vegetationskegel, schliessen zusammen den Hohlraum des künftigen Schlauches ein, der sich dann nur noch durch das Wachsthum der ihn begrenzenden Organe vergrössert. Eine Complication tritt aber hier im Laufe der späteren Entwickelung durch das eigenthümliche, zur Bildung des sog. Ventils führende Verwachsen der beiden ursprünglich freien Vegetationskegel, des primären und secundären, ein. Es verwachsen diese in den Hohlraum des Schlauches bis dahin nur einfach hineinragenden Vegetationsenden nämlich noch einseitig mit einander längs eines Stückes der einander berührenden Seite, und das aus dieser Verwachsung entstehende Verbindungsgewebe entwickelt sich fortwuchernd zu einer die beiden ursprünglichen Vegetationsspitzen verbindenden Gewebeplatte, mit diesen gemeinschaftlich eine Art an einer Seite offenen Trichters bildend, der sich nach innen erweitert und, von der Mündung in die Höhlung des Schlauches hineinragend, einen kanalartigen Zugang in das Schlauchinnere darstellt." In Wirklichkeit handelt es sich bei der Bildung der Blasen nicht um verschmelzende Vegetationsspitzen, sondern um eine Art Ringwall auf einem Blattsegment. Ich glaube auch, durch die Darstellung der Anatomie der Blasen klargelegt zu haben, dass der Eingang des Schlauches nicht durch einen „Trichter" im Sinne Pringsheim's gebildet wird.

1) Reinsch, Denkschrift der k. bayer. bot. Ges. zu Regensburg 1859.

2) Pringsheim, Monatsber. d. k. preuss. Ak. d. Wiss. zu Berlin. 1869.

Anfänglich besteht der Schlauch überall aus drei Zellschichten, er erscheint also als ein Blattlappen mit oberer und unterer Epidermis und einem einschichtigen Mesophyll. Nach und nach aber wird das subepidermale Gewebe zerstört und resorbirt, die mittlere Schicht verschwindet also und die äussere und innere epidermale Schicht berühren sich später vollständig. Das primäre subepidermale Gewebe bleibt nur noch erhalten im Widerlager und in den wenigen schmalen Zellreihen, die dorsal- und ventralwärts median bis zum vorderen Rand der Blase verlaufen (*lb* Fig. 3, 9, 10).

Die weitere Entwickelung der Schläuche lässt sich am besten an median geführten Schnitten durch junge Blasenanlagen erkennen (Fig. 36, Taf. VI). Der obere Rand der Blase krümmt sich nun allmählich einwärts (Fig. 37, 38, 39) und zwar auf der ganzen Ausdehnung des quer zur Längsaxe verlaufenden schlitzförmigen Einganges. Die zunächst frei in das Innere vorragende Lamelle verwächst später seitlich mit der Blasenwandung und stellenweise auch mit dem Widerlager und wird nun Ventil oder Klappe genannt. Letztere ist also entstanden durch Fortwucherung der dorsalen Blasenwandung in's Innere des Schlauches. Die Klappe ist anfänglich auch dreischichtig (Fig. 40), bei ihr verschwindet aber am frühesten die subepidermale Schicht (Fig. 41, 42, 43, 44, Taf. VII) und zwar so vollständig, dass die ausgebildete Klappe immer nur aus zwei Zellschichten besteht mit Zellen von dem typischen Bau, wie er oben geschildert wurde.

Die äquatoriale Gewebewucherung, welche an der jungen Blasenanlage zuerst auftritt, wird, wie bereits angedeutet wurde, zur ventralen Blasenwand. Sie hält während der Entwickelung nicht Schritt mit den übrigen Partien des Schlauches und bleibt daher relativ kurz. An ihrem vorderen Ende bildet sich ein fester, kräftig entwickelter Gewebekörper, der wie eine quer zur Längsaxe gestellte Sperrleiste die ventrale Blasenwand ausgespannt erhält, es ist das Widerlager, dem die Klappe im Ruhezustand aufliegt.

Wenn die junge Blase in ihren Hauptheilen angelegt ist, sieht man die Antennen in Gestalt kleiner Protuberanzen am Stirnrand des Schlauches auftreten (Fig. 43 zeigt das im Schnitt, Fig. 41, 44, 45, 46 in der Aussenansicht). Bald fallen im Gewebe der Antennenanlagen einzelne Zellen auf, die sehr protoplasmareich sind und sich über die anderen Zellen emporwölben. Es sind dies die Stellen, wo die Antenne sich zu verzweigen beginnt. Ein etwas späteres Stadium zeigt dies noch deutlicher. Auf

den hervorgewölbten Zellen sind unter gleichzeitiger Grössenzunahme durch successive Theilung 2, 3—5 Zellen entstanden, die sich noch um ein Bedeutendes strecken (Fig. 47, Taf. VIII). So kommt dann schliesslich das Aussehen der Antennen zu stande, wie es die Ansichten der verschiedenen ausgebildeten Schläuche darstellen.

Alle Drüsen der Blasen von Utricularia vulgaris haben Trichomnatur, sie gehen hervor aus einer einzigen, epidermalen Zelle. Das lehrt uns ihre Entwickelungsgeschichte, die im Folgenden geschildert werden soll.

Ich beginne mit den knopfartigen Drüsen auf Schlauch-, Blatt- und Sprossoberfläche. An Schnitten durch junge Blasen bemerkt man, dass einzelne Zellen der äussern epidermalen Schicht der Schlauchwandung sich papillenartig nach aussen wölben (p_1 Fig. 48). Es erfolgt eine Theilung des Kernes und die Bildung einer neuen Membran senkrecht zur Längsaxe der Mutterzelle. Dadurch sind zwei Zellen entstanden, eine schmale, in die Blasenwand versenkte, und eine halbkugelige, welche über die Oberfläche des Schlauches emporragt (Fig. 49). Die über die äussere Wand der Blase sich erhebende Zelle nimmt keulenförmige Gestalt an. Nachdem sich ihr Kern getheilt hat, erfolgt die Abschnürung einer kurzen Gelenkzelle. Der Kern der Endzelle theilt sich nun wieder, es bildet sich eine Membran senkrecht zur vorher entstandenen, so dass nun auf der Gelenkzelle zwei kleinere, ovoide Zellen ruhen (Fig. 19, Taf. IV).

Recht interessant ist die Entwickelung der zweistrahligen Drüsen auf dem inneren Rande des Widerlagers. Die epidermalen Zellen schwellen an und bilden Papillen. Nun erfolgt eine Zweitheilung des Kernes und die Bildung einer Membran parallel zur Schlauchwandung (Fig. 50). Die über das Gewebe der Letzteren in den Hohlraum des Schlauches frei vorragende Endzelle schwillt an, und es findet eine neue Kerntheilung statt. Das keulenförmige Gebilde wird durch eine in der Längsrichtung auftretende Membran getheilt (Fig. 51). Die beiden neu entstandenen Zellen wachsen nun in die Länge und dehnen sich auch seitlich etwas aus, mit Ausnahme jener Partien, welche eine Art „Stiel" bilden (siehe Fig. 17, 18, 24).

Von sehr hohem Interesse ist auch die Entwickelung der vierstrahligen Drüsen im Innern der Blase. Sie treten gleichzeitig mit den zweistrahligen Drüsen auf und machen anfänglich die gleichen Entwickelungsphasen durch, wie diese (Fig. 52, 50, 53, 53a). Dann aber entsteht in dem keulenartigen Gebilde über der Basalzelle eine zweite Membran in der Richtung der Längsaxe, so dass hier vier

längliche Zellen auf der Basalzelle stehen (Fig. 54 zeigt dieses Stadium von der Seite, Fig. 55 von oben gesehen). Die unteren, basalen Partien dieser vier Zellen bilden den „Stiel", die oberen wachsen parallel zur Schlauchwandung aus (Fig. 56 und 57). Da die Zellen im Centrum eng zusammen schliessen, können sie sich in centripetaler Richtung nicht ausdehnen. Die weitere Entwickelung bleibt daher auf die peripheren Partien der vier Zellen beschränkt. Es wäre zwar noch die Möglichkeit vorhanden, dass die Zellen in der Längsrichtung auswachsen würden, wie dies bei den zweistrahligen Drüsen geschieht. In der That gibt es solche Drüsenformen, die als Uebergänge zwischen den zwei- und vierstrahligen Drüsen aufgefasst werden müssen. Ich habe mehrmals solche Zwischenformen beobachten können. Sie finden sich etwa da, wo die Blasenwand in das Widerlager übergeht. In solchen Fällen sind alle vier Zellen gleich lang und parallel zu einander (Fig. 58).

Am frühesten treten die Köpfchendrüsen auf[1]). Schon Darwin bemerkt darüber[2]): „Die Drüsen auf der Klappe und dem Kragen erscheinen in einem so frühen Alter, dass ich ihre Entwickelung nicht verfolgen konnte. Es war mit ausserordentlichen Schwierigkeiten verbunden, die allerersten Stadien zu bekommen. Da diese Anfangsstadien sehr klein und zart sind, gehen sie beim Fixiren leicht zu Grunde, indem sie schrumpfen.

Die Zellen, welche zu Drüsen auswachsen, fallen auf durch reichen Protoplasmagehalt und einen relativ grossen Kern. Die äussere Membran wölbt sich uhrglasförmig empor und der Kern theilt sich. Zwischen beiden Tochterkernen entsteht eine neue Zellwand. Dadurch wird eine ovoide Zelle von der eigentlichen Basalzelle geschieden. Letztere streckt sich noch bedeutend, ohne indess durch Querwände gegliedert zu werden, wie dies Hovelaque[3]) irrthümlicherweise darstellt. Der Kern der ovoiden Zelle theilt sich nochmals, und wieder werden die beiden Tochterkerne durch eine Membran getrennt, die parallel zur vorher gebildeten auftritt. Dabei bleibt die eine der neu entstandenen Zellen klein und wird zur Gelenkzelle. Die andere Tochterzelle nimmt an Volumen bedeutend zu und wird zur End- oder Köpfchenzelle (Fig. 59, Taf. IX).

Aus der vorangegangenen Darstellung der Entwickelungsgeschichte

1) Ihr frühes Auftreten ist z. B. in Fig. 59, Taf. IX, daraus ersichtlich, dass die Drüsen sich schon entwickeln, bevor die subepidermale Schicht in der Klappe vollständig verschwunden ist.

2) op. cit. pag. 386.

3) op. cit. pag. 663, Fig. 554.

der Drüsen zeigt sich recht deutlich, dass sich die verschiedenen Drüsenformen alle auf einen Typus zurückführen lassen. Jede Drüse zeigt im Laufe ihrer Entwickelung einmal das Stadium, wo sie nur aus einer Basal- und einer Endzelle besteht. Bevor sich der betreffende Blattabschnitt zur Blase umbildete, waren wohl alle Drüsen gleichgestaltet, und zwar ist es naheliegend, anzunehmen, dass sie sich in ihrem Bau am meisten den knopfartigen Drüsen näherten, die wir auf Blättern und Sprossen finden. Als aber die Stellung der Drüsen und wohl auch ihre Functionen verschiedene wurden, differenzirten sie sich zu den Formen, die wir heute im Innern der Blasen und auf ihrer Oberfläche beobachten können.

Die Blasen von Utricularia Bremii Heer, Utricularia minor L. und Utricularia intermedia Hayne entwickeln sich genau in der gleichen Weise, wie diejenigen von Utricularia vulgaris L. Da die Schläuche der verschiedenen Arten in ihrem anatomischen Bau bis auf wenige Einzelheiten vollständig mit einander übereinstimmen, war dieses Resultat der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung vorauszusehen.

III. Die morphologische Natur der Blasen.

Zu den schönsten und interessantesten Problemen, deren Lösung sich die moderne Morphologie zur Aufgabe gemacht hat, gehören unstreitig die Versuche, uns über die allmähliche Metamorphose verschiedener Pflanzenorgane aufzuklären. Die Frage nach dem morphologischen Werth eines Pflanzenorganes drängt sich uns in erster Linie da auf, wo wir es mit auffälligen, von der gewöhnlichen Norm abweichenden Formen zu thun haben. Das ist gewiss in hohem Maasse der Fall bei den complicirten Thierfallen der verschiedenen insektivoren Pflanzen. Ihre Fangapparate haben denn auch in der That von jeher das Interesse des Forschers erregt und manche Versuche zur Deutung ihres morphologischen Werthes gezeitigt, wobei aber die Ansichten der verschiedenen Forscher weit aus einander gehen.

Pringsheim[1]) fasste die Resultate seiner morphologischen Untersuchungen an den Blasen von Utricularia vulgaris L. in folgenden Satz zusammen: „Die Entwickelungsgeschichte der Schläuche und der Vergleich der Entwickelungserscheinungen ihrer Jugendzustände mit den Vorgängen an den Vegetationskegeln der normalen und rankenartigen Sprosse lässt darüber kaum einen Zweifel, dass die Schläuche eigenthümlich modificirte Sprosse

1) Pringsheim, Monatsber. d. Berliner Akad. d. Wissensch. 1869.

sind, die, den rankenartigen Sprossen am nächsten verwandt, eine noch grössere Metamorphose als diese erlitten haben". Darwin[1]) beschäftigte sich ebenfalls mit der Frage nach der morpologischen Natur der Utricularia-Blasen, kam aber zu keinem definitiven Resultat. Speciell bei Utricularia neglecta Lehm. beschränkte er sich darauf, die Vermuthung auszusprechen, „dass die Antennen zwei Abtheilungen des Blattes entsprechen, welche vom Ende der Blase ausgehen". Immerhin lässt sich daraus und aus der Zeichnung einer jungen Blase[2]) unschwer der Schluss ziehen, dass ihm schon eine ähnliche Lösung der Frage vorgeschwebt haben mag, wie sie unserer heutigen Auffassung entspricht. Diese Annahme wird ferner gerechtfertigt durch eine Notiz, die er bei Anlass der Besprechung von Utricularia montana beifügt. Er schreibt pag. 389: „Prof. Oliver hat eine Pflanze von Utricularia Jamesoniana abgebildet (Proced. Linn. Soc. vol. IV, pag. 169), welche ungetheilte Blätter und Rhizome gleich denen unserer Species hat; aber die Ränder der terminalen Hälften einiger Blätter sind in Blasen verwandelt. Diese Thatsache weist deutlich darauf hin, dass die Blasen auf den Rhizomen der gegenwärtigen und folgenden Arten modificirte Segmente des Blattes sind; sie werden dadurch mit den an die getheilten und schwimmenden Blätter der in Wasser lebenden Arten gehefteten Blasen in Uebereinstimmung gebracht".

Kamiénski[3]) verfolgte eingehend die Keimung des Samens von Utricularia vulgaris L. und gelangte zu der Erkenntniss, dass die erste Blase, die beim Keimling auftritt, dem Theil eines Blattes entspreche. Er schreibt u. a. pag. 770: „So bekommen wir eine junge Blattanlage, die aus drei Protuberanzen besteht, einer mittleren, der Blattspitze, die sich zu einer Blase umwandelt, und zwei seitlichen".[4]) Bahnbrechend und wohl für alle Zeiten vorbildlich sind

1) Darwin, Insektenfressende Pflanzen.

2) op. cit. pag. 384, Fig. 24.

3) Kamiénski, Vergl. Unters. über d. Entwickelungsgesch. d. Utricularien, Bot. Ztg. 1877.

4) Nach Goebel ist diese Bemerkung Kamiénski's allerdings zunächst dahin zu berichtigen, dass sich nicht die Blattspitze, „sondern ein durch Gabelung entstandener Blattstrahl" zur Blase umbildet. Ich habe aber die Aeusserung Kamienski's doch citirt, weil es sich in diesem Abschnitt speciell nur darum handelt, den morphologischen Werth der Blasen (modificirter Blatttheil) festzustellen.

aber erst die klassischen Untersuchungen geworden, die Goebel[1]) an land- und wasserbewohnenden Utricularien vornahm. Goebel hat an Hand eines reichhaltigen, in den verschiedensten Theilen der Erde gesammelten Vergleichsmaterials den Beweis geliefert, dass die Blasen als Umbildungen von ganzen Blättern oder einzelnen Blattstrahlen aufzufassen sind.

Die folgenden Ausführungen werden neues Beweismaterial für einige unserer einheimischen Arten erbringen.

Utricularia vulgaris L.

Diese ist die grösste unserer einheimischen Utricularia-Arten und fast in jedem Torftümpel zu finden. Ihre Blätter sind zart gefiedert und mit zahlreichen Schläuchen besetzt. Keine andere Art weist deren so viele auf. Die Zahl der Blasen schwankt, je nach der Grösse und Entwickelung des betreffenden Blattes. Die Blätter, welche im Frühjahr aus der Winterknospe hervortreten, zeigen nur wenige Blasen, während man im Sommer, wenn die Pflanze blüht, Blätter mit hundert und mehr Schläuchen beobachten kann. Eine Sonderung in schlauch- und blatttragende Sprosse tritt hier nicht ein. Die Schläuche sind gestielt und in der Weise orientirt, dass sie ihre Oeffnung immer gegen ihre Abstammungsaxe richten, wenn nicht ein mechanischer Eingriff in ihre Stellung stattgefunden hat. Sie sitzen am Grunde der Blattfiedern und zwar da, wo man ein erstes Fiederblättchen erwarten würde. Das ist sehr schön zu sehen in Fig. 65, Taf. X. Es zeigt sich auch in der That, dass an Stelle der Blase ein Fiederblättchen sich ausbildet, wenn die Anlage von Schläuchen aus irgend einem Grunde unterdrückt wird. So habe ich in einem Torfgraben bei Einsiedeln eine Utricularia vulgaris L. gefunden, gesund, auffallend schön grün, aber mit zahlreichen Seitensprossen, deren Blätter keine Schläuche besassen. Hier zeigten sich aber deutlich an Stelle der Blasen kleine Fiederblättchen. Kamiénski[2]) hat etwas Aehnliches bei Keimpflanzen von Utricularia vulgaris beobachtet. Er schreibt darüber u. a.: „Nur auf eine Art der Abweichungen will ich grösseres Gewicht legen, es sind das Rückschläge zu den primären Blättern. Manchmal wird nämlich aus der Anlage, aus welcher im normalen Falle die primäre Blase entsteht, direct ein primäres Blatt gebildet“.

1) Goebel, Utricularia. Ann. du Jard. bot. d. Buitenzorg, vol. IX. — Goebel, In Schenk, Hdb. d. Bot., III. Bd. — Goebel, Organographie der Pflanzen.

2) op. cit. pag. 773.

Als Beweis für die Sprossnatur der Schläuche erwähnt Pringsheim[1]) u. a. auch der Thatsache, dass hie und da unmittelbar neben einer ersten Schlauchanlage eine zweite auftritt, so dass wir im ersten Momente den Eindruck erhalten, als würde der secundäre Schlauch dem Stiele des primären entspringen. Darauf ist zu entgegnen, dass sich ja ebenso gut eine zweite Blattfieder in einen Schlauch umwandeln kann, wie die erste. Es liegt dies da besonders klar, wo neben den Schläuchen noch die übrigen Blattfiedern erhalten sind, wenn auch nur rudimentär. Ein solcher Fall ist in Fig. 60, Taf. IX, dargestellt. Wir haben dort die Anlage eines Blattes mit fünf Fiedern. Zwei davon sind in Blasen umgewandelt (b_1, b_2), die übrigen drei sind als rudimentäre Fiedern erhalten geblieben (f_1, f_2, f_3). Ich werde übrigens später auf ähnliche Beispiele zurückkommen. Die Behauptung Pringsheim's, dass sich aus dem Stiel eines Schlauches nachträglich ein Vegetationskegel entwickele, ist wohl dahin zu berichtigen, dass der Schlauch am Vegetationskegel und nicht letzterer am Schlauch entsteht. Es ist ja allerdings richtig, dass diese Art von Vegetationsspitzen, welche verkümmerten Sprossen angehören, öfters zu beobachten sind, und bei oberflächlicher Betrachtung als secundäre Gebilde des Schlauchstieles erscheinen. Bei genauerer Untersuchung aber erkennt man sofort, dass die Stellung der Blase an diesem verkümmerten Spross genau der Stellung eines Blattes unter normalen Verhältnissen entspricht. Hier ist eben das ganze Blatt in der Bildung der Blase aufgegangen, wie dies z. B. bei Utricularia Hookeri meist der Fall ist.[2]) Blasen mit Adventivsprossanlagen hat Goebel[3]) auch häufig bei Utricularia reticulata S. M. beobachtet. Bei Utricularia vulgaris L. speciell sind diejenigen Fälle weitaus die häufigsten, wo ein Blattstrahl in eine Blase umgewandelt wird. Das ergibt sich schon bei oberflächlicher Betrachtung aus der Stellung der Schläuche.

Utricularia Bremii Heer.

Die Schläuche sitzen hier im Allgemeinen ebenfalls an Blättern, und zwar in geringer Zahl, 2, 3—7 pro Blatt. Es treten aber auch Sprosse auf, die neben verkümmerten Blättern ausschliesslich Blasen tragen. Fig. 61, Taf. IX, zeigt ein Blatt eines solchen Sprosses. Das Blatt hat sich zunächst gegabelt, jeder Strahl nochmals, und nun ist einer der secundären Blattstrahlen in eine Blase umgewandelt worden.

1) op. cit.

2) Goebel, Organographie der Pflanzen pag. 446.

3) Goebel, Annales d. Jard. bot. d. Buitenzorg vol. IX.

Das stimmt auffallend genau überein mit den Beobachtungen, die Goebel an einer tropischen Wasserutricularia gemacht hat. Er bemerkt bei der Beschreibung von Utricularia exoleta u. a.: „Ebenso finden sich Blätter, die zunächst sich gabeln, worauf der eine Blattstrahl sich weiter in zwei theilt, von denen einer zur Blase entwickelt ist". Den gleichen Fall zeigt auch Fig. 62, nur ist das Entwickelungsstadium ein viel jüngeres. Vom Spross geht ein junges Blatt ab mit drei Blattstrahlen und einem Schlauch. Die Anordnung der verschiedenen Theile zeigt recht deutlich, dass ursprünglich rechts auch zwei Blattstrahlen angelegt waren, von denen nun der eine in eine Schlauchanlage umgewandelt worden ist. Ein drittes derartiges Beispiel stellt Fig. 63, Taf. X dar. Ein Blattstrahl hat sich zunächst getheilt, und der eine Abschnitt gabelt sich wiederum dichotomisch, ohne eine Schlauchanlage zu bilden. Der andere Abschnitt aber entwickelt sich in der Weise, dass er sich auch nochmals theilt, aber nun den einen secundären Blattstrahl in eine Blase umwandelt. Wie aus der Fig. 63 deutlich zu ersehen ist, entspricht in diesem Falle die Blase zwei Blattstrahlen dritter Ordnung.

Utricularia minor L.

Die Stellungsverhältnisse der Schläuche sind hier die gleichen wie bei Utricularia Bremii Heer, nur sind die Blasen wesentlich kleiner. Sowohl hier, als auch bei der vorigen Art kann man beobachten, dass die Bildung der metamorphen Sprosse zunimmt mit der Abnahme der Wassertiefe. Sie stecken im Schlamm, sind etiolirt und zeigen sich besonders im Frühjahr und Herbst. Vielleicht ist dieser Umstand damit in Zusammenhang zu bringen, dass im Frühjahr die mikroskopische Thierwelt sich eben erst im Torfschlamm zu entwickeln beginnt, im Herbst aber sich bereits wieder an den Grund der Gewässer zurückgezogen hat, um da in Gestalt der verschiedensten Cystenformen zu überwintern. Zu beiden Jahreszeiten würde also die Pflanze mit Hilfe der metamorphen Sprosse die Situation möglichst rationell ausnützen.

Es ist oft schwierig, Utricularia Bremii Heer und Utricularia minor L. auseinander zu halten, wenn nicht blühende Exemplare zur Verfügung stehen. Die Blätter der metamorphen Sprosse sind auch bei Utricularia minor L. häufig auf wenige, rudimentäre Fiedern reduzirt. In anderen Fällen kann man beobachten, dass scheinbar aus einem Blasenstiel ein zweiter Schlauch hervorgeht, was Pringsheim zu der irrthümlichen Behauptung Anlass gab, die Blase entspreche einem metamorphosirten Spross. Da sind eben beide auf-

einander folgenden Blattstrahlen in Blasen umgewandelt worden, und nicht nur der eine, wie dies bei der vorhergehenden Art dargestellt worden ist. Einen solchen Fall haben wir in Fig. 66, wo auch noch Rudimente des nicht metamorphosirten Blattrestes wahrgenommen werden können.

Utricularia intermedia Hayne.

Nach Goebel müssen die Wasserutricularien als reduzirter Typus der Landformen aufgefasst werden. Wie schon oben erwähnt wurde, bildet speciell Utricularia intermedia Hayne eine Art Uebergangstypus zwischen beiden Extremen. Hier sind im Allgemeinen schlauchtragende und blatttragende Sprosse scharf getrennt. Die Ersteren sind negativ heliotropisch, stecken im Schlamm, sind etiolirt und dienen offenbar wie bei den schon besprochenen Arten als Ernährungsorgane, in zweiter Linie wohl auch zur Verankerung. Es gibt indessen Uebergänge zwischen beiden Arten von Sprossen. So habe ich beobachten können, dass ein schlauchtragender Spross seitlich einen nur blättertragenden entwickelte, der seinerseits wieder metamorphe, schlauchtragende Sprosse entsendete. Zweimal habe ich ferner den Fall beobachtet, dass an einer Fieder eines grünen Blattes ein kleiner Schlauch entwickelt war, während sonst am ganzen Spross nirgends eine Blase sich zeigte. Goebel hat dieselbe Wahrnehmung gemacht und bemerkt hierüber: „Die grünen Laubblätter der anderen (blatttragenden) Sprosse tragen gewöhnlich keine Blasen, dass sie indes hier nur verkümmert sind, mag daraus hervorgehen, dass sie gelegentlich auch an diesen Blättern auftreten“.

Betrachtet man einen metamorphen, schlauchtragenden Spross genauer, so kann man daran alle möglichen Uebergangsstadien von einem vollständig ausgebildeten schlauchlosen Blatt bis zu einem solchen Blatt beobachten, dessen sämmtliche Fiedern in Schläuche umgewandelt worden sind. Einzelne kleine, aber vollständig entwickelte Blätter zeigen gar keine Schläuche. Dann gibt es Blätter, bei denen nur zwei Strahlen zu Blasen geworden, während die übrigen Blattabschnitte, wenn auch nur rudimentär, als solche erhalten sind. Endlich zeigen sich an den metamorphen Sprossen solche Blätter, deren sämmtliche Fiedern in Blasen umgewandelt worden sind, und wo keine Spur von Blattstrahlen (auch nicht von rudimentären) mehr zu erkennen ist.

Aus all diesen Beobachtungen lässt sich unschwer der Schluss ziehen, dass die Blasen der besprochenen Utricularia-Arten umgewandelte Blattstrahlen darstellen (in einzelnen Fällen Umbildungen ganzer Blätter). Wir werden

in dieser Annahme ganz besonders bestärkt, wenn wir die Resultate der Entwickelungsgeschichte der Blasen zur Vergleichung herbeiziehen. Variationen im morphologischen Charakter ergeben auf den ersten Blick nur insofern Schwierigkeiten, als entweder sämmtliche Fiedern des Blattes in Blasen umgewandelt werden können oder aber nur ein Theil derselben, während die übrigen Blattabschnitte vollständig oder wenigstens rudimentär erhalten bleiben.

Die Auffassung der Blasen als umgebildete Blattstrahlen oder Blätter ist endlich in letzter Linie noch gerechtfertigt durch die Verhältnisse bei anderen insektivoren Pflanzen, wie Nepenthes, Sarracenia u. s. w., wo entwickelungsgeschichtlich nachgewiesen worden ist, dass die Kannen oder Krüge ebenfalls umgewandelte Blätter darstellen.

Verzeichniss der benützten Litteratur.

Büsgen, Ueber die Art und Bedeutung des Thierfanges bei Utricularia vulgaris. Bericht d. Deutsch. bot. Gesellschaft 1888. Ref. in Just's Jahrb. 1888.

Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen. III. Heft, Breslau 1875.

Darwin, Ch., Insektenfressende Pflanzen. Deutsch von Victor Carus, Stuttgart 1876.

Drude, Die insektenfressenden Pflanzen. In Schenk's Handb. d. Bot., I. Bd., pag. 113—146.

Goebel, K., Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. In Schenk's Handb. d. Bot., III. Bd., pag. 236 und 237.

— — Utricularia. In Annales du Jardin botanique de Buitenzorg, vol. IX.

— — Organographie der Pflanzen. II. Theil, Jena 1900.

— — Pflanzenbiolog. Schilderungen. Marburg 1889—91.

Hovelaque, L'appareil végétatif des Bignoniacées, . . . Utriculariées. Paris 1888.

Kamiénski, Vergleichende Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Utricularien. Bot. Ztg. 1877, Nr. 48.

Lang, Untersuchungen über Polypompholyx. Diss. Flora 1901 pag. 149.

Merz, M., Untersuchungen über Anatomie und Samenentwickelung der Utricularien und Pinguicula. Diss. Bern 1897.

Overton, E., Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rothem Zellsaft bei Pflanzen. Jahrb. f. wissenschaft. Bot., Bd. XXXIII, Heft 2.

Pringsheim, Ueber die Bildungsvorgänge am Vegetationskegel von Utricularia vulgaris. Monatsber. der kgl. preuss. Akademie der Wissensch. zu Berlin 1869.

Reinsch, P., Ueber den Bau und die Entwickelung der Blätter und der Schläuche von Utricularia vulgaris L. Denkschrift der kgl. bayer. bot. Gesellschaft zu Regensburg 1859.

Figurenerklärung.

Tafel II.

Fig. 1. Ausgewachsene Blase von Utricularia vulgaris. Infolge eines mechanischen Eingriffes ist die Oeffnung des Schlauches von der Abstammungsaxe weggedreht. *st* Stiel, *a* Antennen mit ihren Verzweigungen, *e* Eingang zur Blase, *tr* Trichome zu beiden Seiten des Einganges. 60 : 1.

Fig. 2. Eingang zur Blase, von der Ventralseite gesehen. *kl* Klappe, *kd* Köpfchendrüsen, *b* vier vorragende Borsten vom unteren Klappenrand. 52 : 1.

Fig. 3. *lb* ein Stück der schmalen Zellreihen, welche in der ausgewachsenen Blase als Reste des subepidermalen Gewebes dorsal- und ventralwärts verlaufen. 610 : 1.

Fig. 4. Partie aus der äusseren Zellschicht der Klappe. Die häufig rechtwinklig ins Lumen der Zellen vorspringenden Membranen tragen noch Verstärkungsleisten. 330 : 1.

Fig. 5. Einzelne Zelle der äusseren Zellschicht der Klappe aus der Gegend des unteren Klappenrandes. Die Membranen tragen hier regelmässig angeordnete Verstärkungsleisten, wie man sie in den Zellen mancher Blumenblätter beobachten kann. 720 : 1.

Fig. 6. Transversalschnitt durch die vordere Partie einer jungen Blase (Richtung a_1—b_1 in Fig. 9). *kl* die Klappe, welche seitlich mit der Blasenwand verwachsen ist, *kd* knopfartige Drüsen auf der Oberfläche des Schlauches. 300 : 1.

Fig. 7. Schnitt durch eine Blase in der Richtung ss_1 in Fig. 1. *W* Widerlager mit daraufsitzenden zweistrahligen Drüsen *zwd*, *vd* vierstrahlige Drüsen, die innere Blasenwand bedeckend, *lb* dorsale, median verlaufende Zellreihen („Leitbündel") im Querschnitt. 60 : 1.

Fig. 8. Grosse, schleimabsondernde Drüsen, die Vegetationsspitze und die jüngsten Blatt- und Schlauchanlagen bedeckend. Die punktirte Kreislinie deutet die durchschimmernde Gelenkzelle an, welche die eigentliche Drüse über das umgebende Gewebe emporhebt. 500 : 1.

Tafel III.

Fig. 9. Medianschnitt durch eine ausgewachsene Blase von Utricularia vulgaris L. Die linke Hälfte mit der linken Antenne ist weggenommen worden. *ra* rechte Antenne, *kl* Klappe, die Fortsetzung der dorsalen Blasenwand ins Innere bildend. Auf der Klappe sitzen die Köpfchendrüsen *kd* und das rechte Borstenpaar *b* des unteren Klappenrandes. *w* Widerlager mit den zweistrahligen Drüsen *zwd*, *tr* Trichome rechts vom Blaseneingang, *vd* vierstrahlige Drüsen auf der inneren Blasenwand, *gb* Gefässbündel des Stieles, sich in eine dorsale und ventrale Partie *lb* verzweigend, beide blind endigend im vorderen Theil der Blase. Im Innern der Blase befinden sich einige gefangene Thierchen, welche bereits in Zersetzung begriffen sind. Der Pfeil zwischen Klappe und Widerlager deutet den Weg an, auf dem die Thierchen ins Innere gelangt sind. 50 : 1.

Fig. 10. Transversalschnitt durch die hintere Partie einer jungen Blase. *lb* dorsales und ventrales „Leitbündel" im Querschnitt, *st* Stiel der Blase. Der Umstand, dass die vierstrahligen Drüsen erst in den primärsten Stadien *p* angelegt sind, deutet darauf hin, dass wir es mit einer sehr jungen Blase zu thun haben. 320 : 1.

Fig. 11. Mediane Partie der äusseren Klappenschicht. Membranen der Zellen durch Querleisten verstärkt zur Erhöhung der Festigkeit und Elasticität der Klappen. (Einzelne Zelle siehe Fig. 5 Taf. II.) Die Zellen sind concentrisch um den Mittelpunkt C angeordnet. Drüsen und Borsten der Klappe wurden der besseren Uebersicht wegen weggelassen. 320 : 1.

Fig. 12. Zellen der inneren Schicht der Klappe, ebenfalls durch eigenthümliche Verstärkungen und Verbiegungen der Membranen ausgezeichnet. 360 : 1.

Fig. 13. Die oberste Partie einer Blase wurde sammt den Antennen durch einen

Horizontalschnitt losgelöst und dann umgewendet, um die Insertion der Klappe klarzulegen. *kl* Klappe, seitlich mit der Blasenwand verwachsen, *vd* vierstrahlige Drüsen, *kd* Köpfchendrüsen, *ba* Forsetzung der Blasenwand gegen die Antennen hin (von Cohn als „Backen“ bezeichnet). 50:1.

Fig. 14. Drüsen auf der Klappe in der Nähe des spaltförmigen Einganges. Die Endzelle *e* ist hier auffallender Weise quer zur Gelenkzelle *g* inserirt statt in der Längsrichtung. Basalzelle *b* verhälnissmässig kurz. 290 : 1.

Tafel IV.

Fig. 15. Transversalschnitt durch die vordere Partie einer jungen Blase, so geführt, dass die Klappe *kl* und das Widerlager *w* getroffen wurden. *lb* „Leitbündel“, *kd* Köpfchendrüsen, *zwd* junge zweistrahlige Drüsen. 240 : 1.

Fig. 16. Junge Blase, von hinten aufgeschnitten, um zu zeigen, dass das Widerlager *w* und die Klappe *kl* im hinteren Theil seitlich miteinander verwachsen sind. *lb* „Leitbündel“. 370 : 1.

Fig. 17. Längsschnitt durch den Blaseneingang. Der Schnitt ist nicht genau median, sondern etwas seitlich geführt, daher sind die schmalen Zellreihen des „Leitbündels“ nicht sichtbar. *w* Widerlager mit zweistrahligen Drüsen *zwd*, *kl* Klappe mit Köpfchendrüsen *kd, vd* vierstrahlige Drüsen. Im normalen Zustand liegt die Klappe dem Widerlager dicht auf. 150 : 1.

Fig. 18. Partie des Widerlagers (*a*—*b* in Fig. 17) von oben gesehen. Die Verdickung der Membranen nimmt von aussen nach innen ab, dafür werden die Zellen grösser, rundlicher. Im Innern des Schlauches tragen die epidermalen Zellen des Widerlagers die zweistrahligen Drüsen *zwd*. 360 : 1.

Fig. 19. Senkrechter Schnitt durch die zweischichtige Blasenwand mit typischen, knopfartigen Drüsen, die überall auf der Oberfläche des Schlauches vorkommen. *b* ins Gewebe versenkte Basalzelle, *g* Gelenkzelle, *e* Endzellen. 290 : 1.

Fig. 20. Stück der Blasenwand mit knopfartigen Drüsen, von oben gesehen. Die Endzelle *e* zeigt verschiedene Entwickelungsstadien. 290 : 1.

Fig. 21. Partie der äusseren Zellschicht der Klappe mit typisch entwickelten Köpfchendrüsen. *b* langausgezogene Basalzelle, *g* Gelenkzelle, *e* End- oder Köpfchenzelle. 290 : 1.

Tafel V.

Fig. 22. Köpfchendrüse, bei der die Gelenkzelle ausnahmsweise Viertheilung zeigt. 290 : 1.

Fig. 23. Medianschnitt durch den unteren Klappenrand. Die Insertion des einen Borstenpaares *b* an der äusseren Klappenschicht ist deutlich sichtbar, ebenso die grosse kugelige Drüse *d*, die sich immer zwischen den beiden Borstenpaaren befindet (vgl Fig. 2). 315 : 1.

Fig. 24. Zweistrahlige Drüsen von der Innenseite des Widerlagers. Auf der Basalzelle *b* stehen zwei haarförmige Zellen *z*, die nach oben divergiren, an der Basis aber zu einer Art „Stiel“ verschmälert sind. 290 : 1.

Fig. 25. Vierstrahlige Drüse auf der inneren Blasenwand von Utricularia vulgaris. Auf der Basalzelle *b* stehen vier haarförmige Zellen *z*, an ihrer Basis ebenfalls verengt. *v* verdickte Partien der Membranen zur Erhöhung der Festigkeit. 360 : 1.

Fig. 26. Vierstrahlige Drüsen von Utricularia vulgaris, von oben gesehen. Die

gleichsinnig gerichteten Zellen stehen seitlich von einander ab. Das eine Zellenpaar bleibt immer kürzer als das andere. 360 : 1.

Fig. 27. Vierstrahlige Drüsen aus den Blasen von Utricularia Bremii Heer. 360 : 1.

Fig. 28. Vierstrahlige Drüsen aus den Blasen von Utricularia minor L. 360 : 1.

Fig. 29. Vierstrahlige Drüsen aus den Blasen von Utricularia intermedia Hayne. Die gleichsinnig gerichteten Zellen liegen im ungestörten Zustand eng an einander. 360 : 1.

Fig. 30. Knopfartige Drüsen der Schlauchoberfläche von Utricularia intermedia Hayne. Bei e_1 ist die Endzelle durch eine sekundäre Membran in vier kleinere Zellen zerlegt worden, während *e* die normalen Verhältnisse darstellt. 300 : 1.

Tafel VI.

Fig. 31. Junges Blatt von Utricularia vulgaris, aus der Nähe der Vegetationsspitze. Die einzelnen Blattabschnitte sind noch stumpf, abgerundet und mit zahlreichen, schleimabsondernden Drüsen *d* besetzt, welche wohl als Schutz dienen. 330 : 1.

Fig. 32. Ein etwas älteres Entwickelungsstadium eines jungen Blattes, das immer noch durch die grossen Drüsen geschützt ist. Man kann bei *scha* bereits eine junge Schlauchanlage beobachten. $scha_1$ ist in der Entwickelung schon weiter vorgeschritten, so dass die Anlage der ventralen (*qw*) und dorsalen Blasenwand (*p*) bereits sichtbar sind. Die Borsten der einzelnen Blattfiedern sind in Gestalt kleiner Calotten angelegt.

Fig. 33. Grössere Partie eines jungen Blattes mit drei deutlich differenzirten Schlauchanlagen. *qw* Querwulst, zur ventralen Blasenwand mit dem Widerlager sich entwickelnd, *p* der sich einwärts krümmende Pol, der die dorsale Blasenwand und die Klappe bildet. 120 : 1.

Fig. 34. Junge Blase, von der Seite gesehen. *p* der obere Pol, hat sich stark einwärts gegen den Querwulst gekrümmt. 330 : 1.

Fig. 35. Blattfiedern mit zwei jungen Blasen, von vorn gesehen. Der Eingang zum Schlauch erscheint noch als eine schmale quer verlaufende Spalte *sp*. 250 : 1.

Fig. 36. Primäre Schlauchanlage ($scha_1$ Fig. 32 entsprechend) median durchschnitten. Unter der Epidermis zeigt sich ein einschichtiges Gewebe, das später nur noch im „Leitbündel" der fertigen Blase und im Widerlager erhalten bleibt, sonst aber resorbirt wird. *qw* Querwulst, *p* Anlage der dorsalen Blasenwand. 500 : 1.

Fig. 37. Der obere Pol *p* hat sich stärker vorgewölbt und es ist zur Bildung eines kleinen Hohlraumes *h* gekommen. 530 : 1.

Fig. 38. Infolge stärkeren Wachsthums der hinteren Wand ist nun der Hohlraum *h* des künftigen Schlauches noch deutlicher und grösser geworden. *sg* subepidermales Gewebe. 570 : 1.

Fig. 39. Der vordere, dorsale Theil der Blasenwand setzt sich ins Innere des Schlauches fort und bildet die Klappe *kl*. Sie ist in diesem Entwickelungsstadium noch dreischichtig, indem das subepidermale Gewebe *sg* in ihr noch längere Zeit erhalten bleibt. 480 : 1.

Fig. 40. Die Differenzirung der einzelnen Theile der Blase ist nun deutlicher geworden. *kl* Klappe, welche dem Widerlager *w* aufliegt. *d* die grossen schleimsecernirenden Drüsen, welche die jüngsten Blatt- und Schlauchanlagen bedecken. *f* rudimentäre Blattfiedern, welche nicht in Schläuche umgewandelt wurden. 365 : 1.

Tafel VII.

Fig. 41. Medianschnitt durch eine junge Blase. Die subepidermale Schicht der Klappe wird undeutlich. An Stelle der grossen schleimabsondernden Drüsen auf der Oberfläche des Schlauches sind die kleineren, knopfartigen Drüsen *dr* getreten. Die Anlage der linken Antenne *la* ist in Gestalt einer kleinen Protuberanz am Stirnrand der Blase sichtbar. 480 : 1.

Fig. 42. In der Klappe und am Stirnrand der Blase ist die subepidermale Schicht vollständig verschwunden. Es beginnt die Differenzirung in das eigentliche Widerlager *w* und die ventrale Blasenwand *v*. 480 : 1.

Fig. 43. Der Schnitt ist hier nicht median geführt, sondern seitlich, so dass die Anlage einer jungen Antenne *a* in der Längsrichtung getroffen wurde. Nicht nur in der Klappe, sondern auch in einer hinteren Partie der Blasenwand ist das subepidermale Gewebe resorbirt worden. 335 : 1.

Fig. 44. Der Schnitt durch die Blase wurde hier ebenfalls nicht streng median geführt, sondern seitlich, hart an der rechten Antenne *ra* vorbei. Die subepidermale Schicht ist auf der Dorsalseite fast vollständig verschwunden. Die ersten Entwinkelungsstadien der vierstrahligen Drüsen sind in Gestalt kleiner Papillen *p* sichtbar. Die protoplasmareichen Zellen der Antenne *ra* deuten auf bevorstehende Verzweigung hin. 335 : 1.

Fig. 45. Junge Blase von hinten betrachtet. Die linke Antenne *la* erscheint als ein herabhängendes Zäpfchen. *e* Eingang zur Blase. 250 : 1.

Fig. 46. Junge Antenne, stärker vergrössert. An denjenigen Stellen, wo sich einzelne Zellen stärker hervorwölben, beginnt die Verzweigung *vz*. 560 : 1.

Tafel VIII.

Fig. 47. Verzweigte, junge Antenne. Die einzelnen Zellen der Verzweigungen sind noch kurz und enthalten reichlich Protoplasma, das in der ausgewachsenen Antenne nur noch einen dünnen Wandbelag bildet. 375 : 1.

Fig. 48. Senkrechter Schnitt durch die Wand einer jungen Blase. p_1 und p_2 Basalzellen der Drüsen, die sich papillenartig über ihre Umgebung erheben. 700 : 1.

Fig. 49. Der Kern der Papille hat sich getheilt, und nun ist eine kugelige Zelle abgeschnürt worden von der Basalzelle, die im Gewebe versenkt ist. *b* Basalzelle, *z* abgeschnürte Zelle. 700 : 1.

Fig. 50. Die kugelige Zelle *z* über der Basalzelle *b* hat keulenförmige Gestalt angenommen. 700 : 1.

Fig. 51. Junge, zweistrahlige Drüsen von der Innenseite des Widerlagers. Das keulenförmige Gebilde über der Basalzelle (s. Fig. 50) ist durch eine in der Längsrichtung auftretende Membran getheilt worden. 370 : 1.

Fig. 52. *p* Papillen, aus denen sich die vierstrahligen Drüsen entwickeln (von der Fläche gesehen). 700 : 1.

Fig 53 u. 53 a. Zweizellenstadium der vierstrahligen Drüsen. Das Gebilde über der Basalzelle ist durch eine erste Membran in der Längsrichtung getheilt worden. Die Tochterzellen zeigen schon die Tendenz, in horizontaler Richtung auszuwachsen. 700 : 1.

Fig. 54. Vierzellenstadium der vierstrahligen Drüsen (von der Seite gesehen). Zu der primären Längswand hat sich eine secundäre gesellt, so dass nun auf der Basalzelle vier gleichgestaltete Zellen stehen. Bei *a* sind je drei derselben sichtbar. 700 : 1.

1. cyt, sp_2, se

2. se, sp_2

3. ei, sp_1, kp, a, ei, b, kp

4. kp, se, sp_2, kp

5. syn, ei, sp_1, cyt, sp_2, p_1, p_2

6. sp_2, p_1, p_2

12. sp_2, se

11. ei, sp_1, cyt, sp_2, p_1, p_2

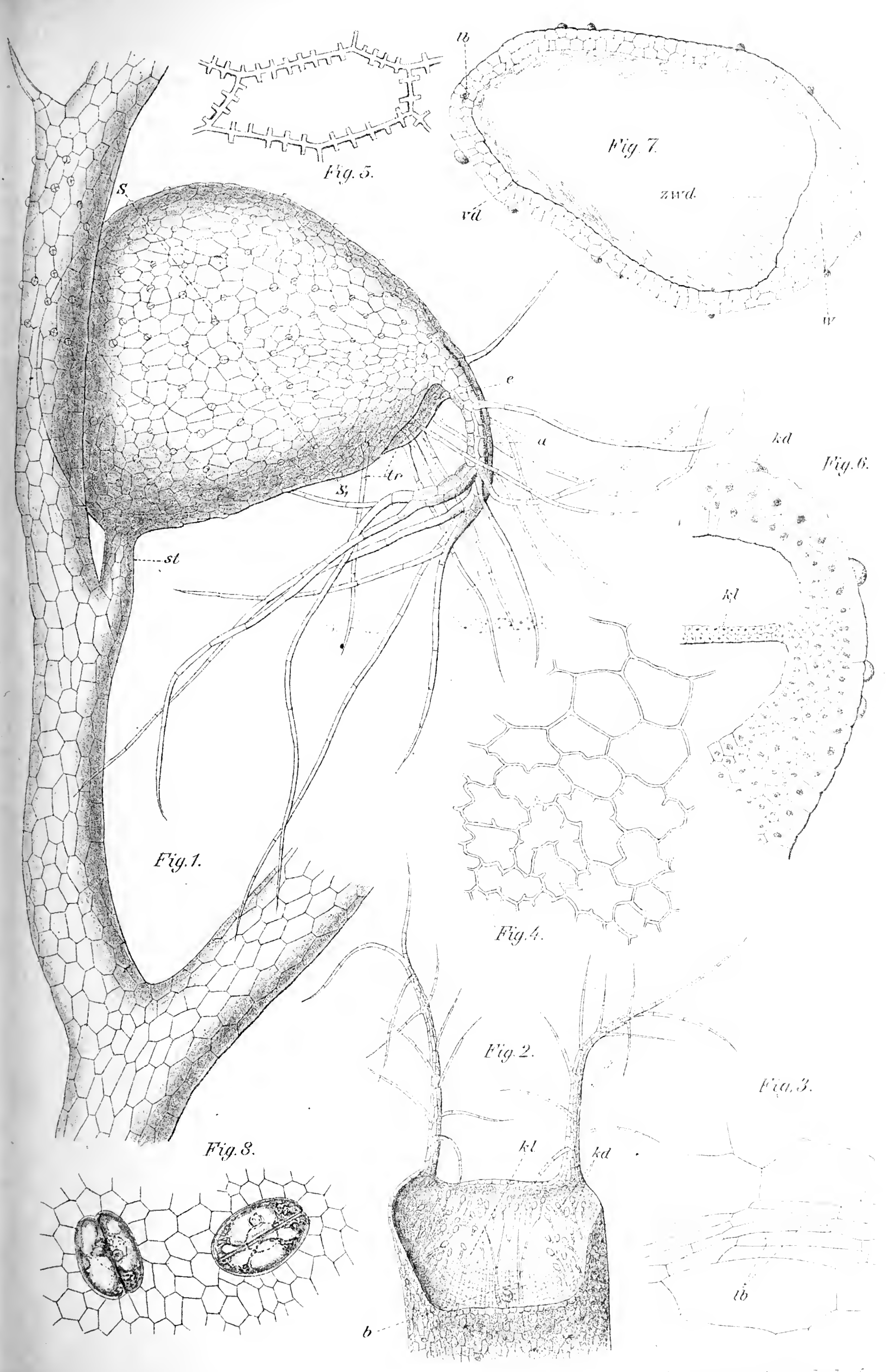
8. pol, x, syn, sp_1, sp_2, ei, p_1, p_2

7. pol, ei, cyt, sp_2, p_2, p_1

9. x, pol, sp_2, ei, sp_1, p_1

10. sp_2, p_2, p_1

K. Shibata del.



H. Meierhofer del.

Fig. 9.

a, lb kd. ra kl b zwd w b, tr lb vd gb

Fig. 14.

b e g

Fig. 10.

lb p st

Fig. 11.

C

Fig. 12.

Fig. 13.

kl kd vd ba

H. Meierhofer del.

Fig. 15. tb kl kd w zwd

Fig. 16. tb kl w tb

Fig. 17. vd kl kd a w b zwd vd

Fig. 18. zwd b a

Fig. 21. e g b

Fig. 20. e e e e

Fig. 19. e e g b

H. Meyerhofer del.

Fig. 27.

Fig. 25.

z

b

Fig. 22.

Fig. 24.

Fig. 28.

Fig. 23.

kl

b

d

Fig. 29.

Fig 30.

e

e

Fig. 26.

Meierhofer del.

Fig. 35.

sp

sp

Fig. 40.

d

kl

f

w

ig. 38.

sg

h

kl

sg

Fig. 39

p

sg

qw

Fig. 36.

Fig. 32.

p

scha

scha,

qw

Fig. 33.

qw

p

p

qw

Fig. 31.

d

Fig. 37.

p

h

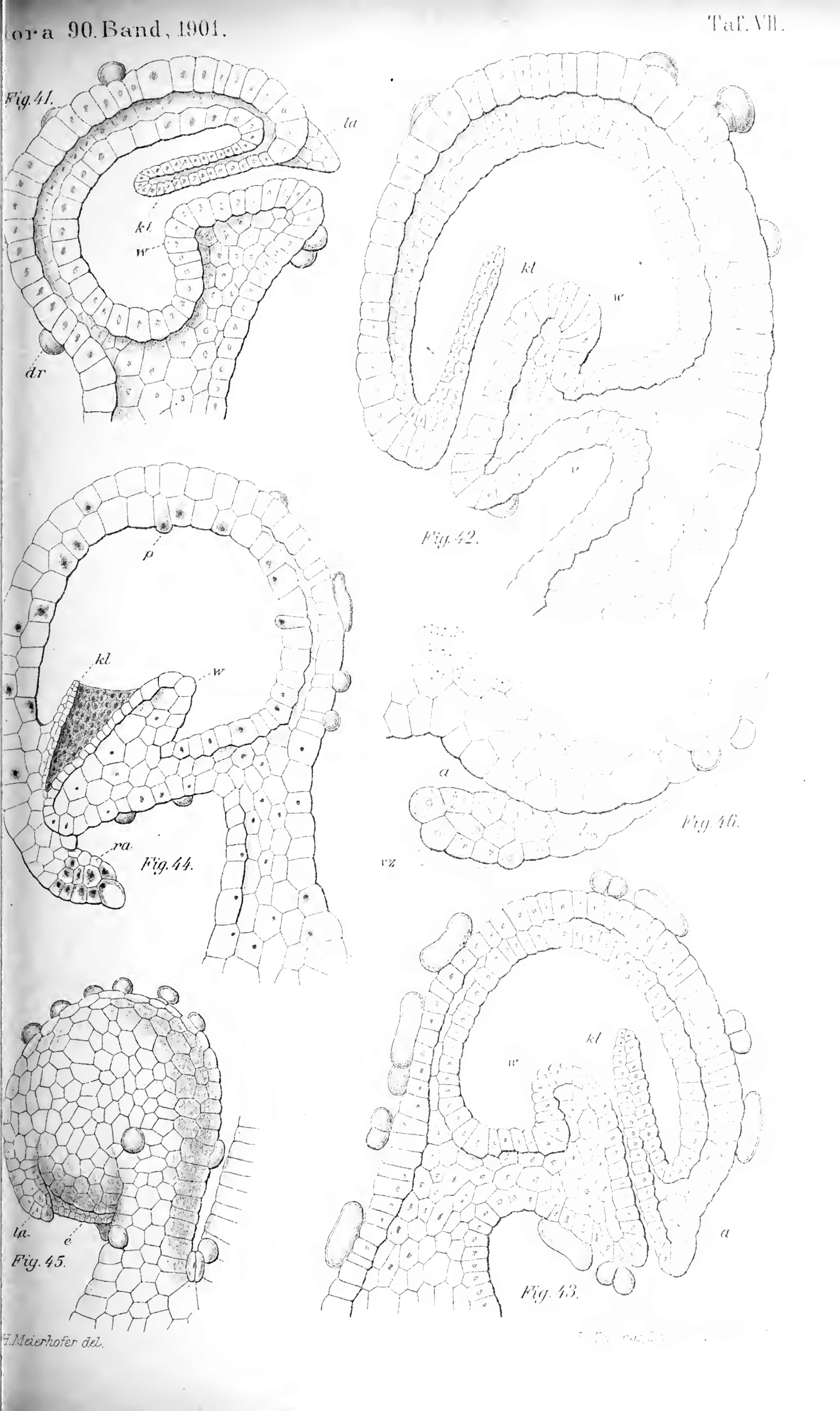
qw

Fig. 34

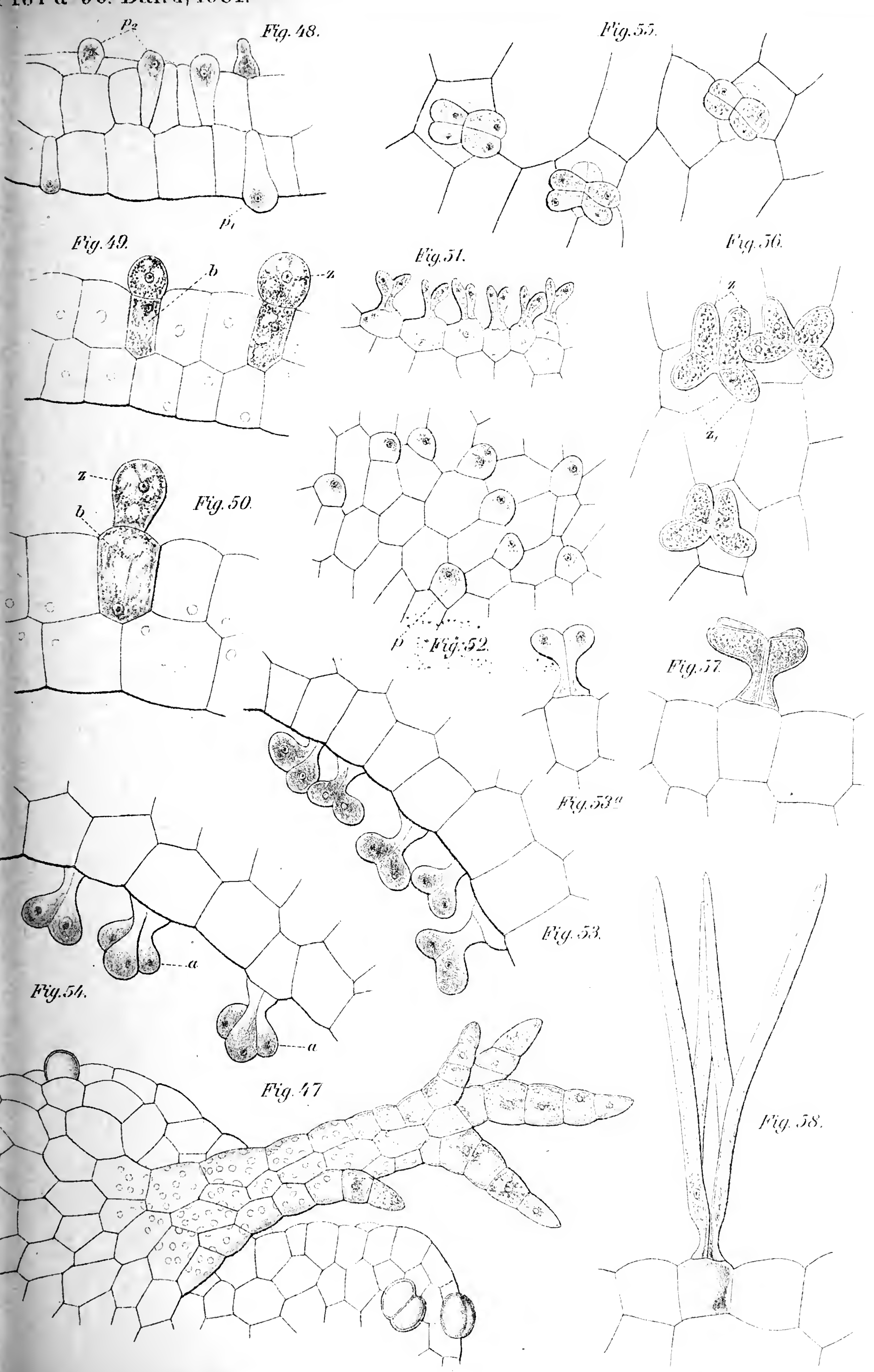
p

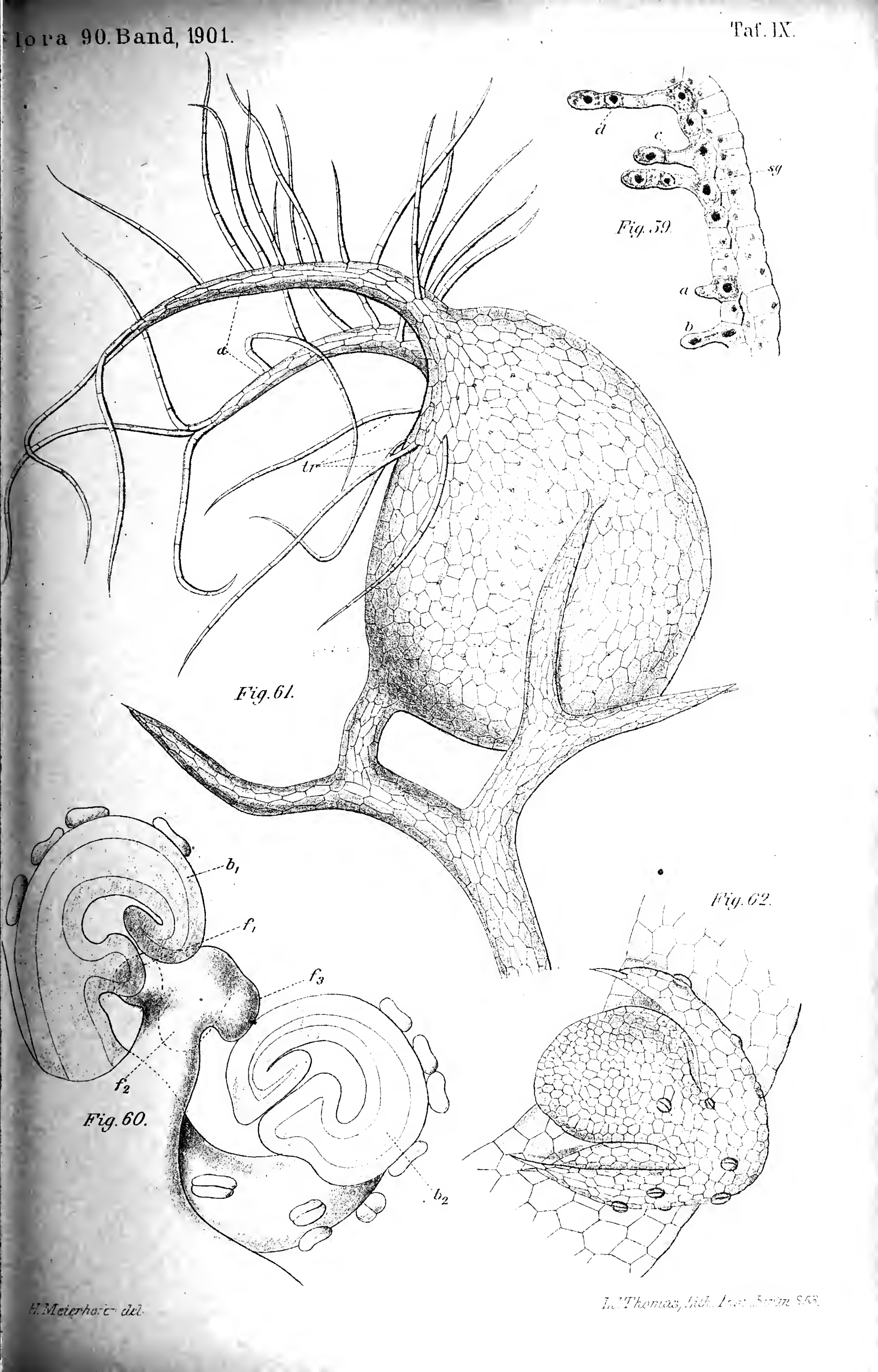
qw

exenhofer del.



H. Meierhofer del.


Fig. 48.
p_2
p_1
Fig. 49.
b
z
Fig. 50.
z
b
Fig. 51.
Fig. 52.
p
Fig. 53a
Fig. 53.
Fig. 54.
a
a
Fig. 55.
Fig. 56.
z
z_1
Fig. 57.
Fig. 47
Fig. 58.


d
c
sg
Fig. 59.
a
b
d
tr
Fig. 61.
b1
f1
f3
f2
Fig. 60.
b2
Fig. 62.
H. Meierhofer del.
Lith. Inst. Berlin S.53.

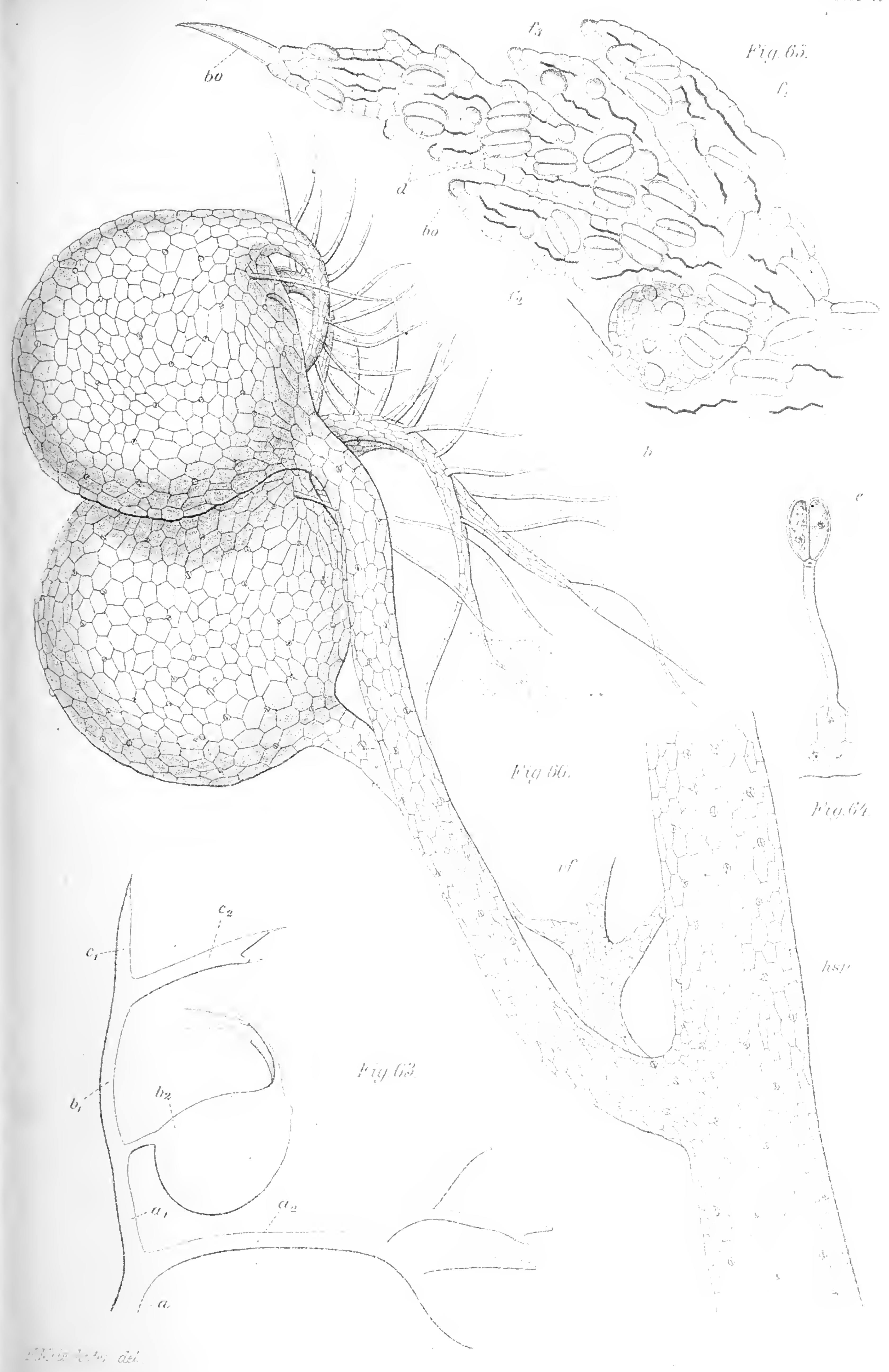

Fig. 65.
Fig. 66.
Fig. 64.
Fig. 63.
bo
f3
f1
d
bo
f2
b
e
rf
hsp
c2
c1
b1
b2
a1
a2
a

Fig. 55. Vierzellenstadium (von oben gesehen). Die Zellen wachsen nun an ihren peripheren Enden in der Richtung der längsten Axe aus. 700 : 1.

Fig. 56. Junge, vierstrahlige Drüsen, die bereits ihren zukünftigen Habitus erkennen lassen. Die Zellen *z* werden zu den langen, die Zellen z_1 zu den kurzen, haarförmigen Fortsätzen (von oben gesehen). 485 : 1.

Fig. 57. Die vier horizontal auswachsenden Zellen bleiben an ihrer Basis verengt und bilden eine Art „Stiel" (von der Seite gesehen). 485 : 1.

Fig. 58. Uebergangstypus zwischen zwei- und vierstrahligen Drüsen im Innern der Blase. Auf der Basalzelle stehen vier haarförmige Zellen, die aber alle nach oben gerichtet sind, und keine horizontale Umbiegung zeigen. 500 : 1.

Tafel IX.

Fig. 59. Senkrechter Schnitt durch die Klappe mit verschiedenen Entwickelungsstadien der Köpfchendrüsen. Nach Bildung einer Papille (*a*) erfolgt die Theilung des Kernes (*b*) und die Bildung einer Membran parallel zur Klappenoberfläche (*c*). So ist nun eine stielartig ausgezogene Basal- und eine Endzelle entstanden, welch Letztere sich nochmals theilt unter Bildung einer kleinen Gelenkzelle (*d*). Die Drüsen treten so früh auf, bevor die subepidermale Schicht *sg* der Klappe überall resorbirt worden ist. 610 : 1.

Fig. 60. Vom Spross geht ein Blatt ab mit ursprünglich fünf Fiedern. Zwei davon b_1 und b_2 sind in Blasen umgewandelt worden, während die drei anderen Fiedern als solche erhalten geblieben sind, wenn auch nur rudimentär (f_1, f_2, f_3). Utricularia vulgaris L. 290 : 1.

Fig. 61. Theil eines Blattes von Utricularia Bremii Heer. Der Blattabschnitt hat sich gegabelt, jeder Blattstrahl nochmals, und nun ist einer der secundären Strahlen in eine Blase umgewandelt worden. 50 : 1.

Fig. 62. Junges, rudimentär entwickeltes Blatt von Utricularia Bremii Heer mit einer Blase. Auch hier ist ein Blattstrahl zu einer Blase umgebildet worden, wie dies deutlich aus der Anordnung der verschiedenen Theile hervorgeht. 180 : 1.

Tafel X.

Fig. 63. Theil eines Blattes von Utricularia Bremii Heer. Der Abschnitt *a* hat sich in zwei Strahlen a_1 und a_2 gegabelt. a_2 theilt sich weiter, ohne eine Blase zu bilden. a_1 theilt sich auch nochmals, wandelt nun aber den secundären Blattstrahl b_2 in eine Blase um, die in diesem speciellen Falle zwei Blattstrahlen dritter Ordnung (c_1 und c_2) entspricht. 15 : 1.

Fig. 64. Einzelne Köpfchendrüse von der äusseren Schicht der Klappe. Die Endzelle *e* hat sich ausnahmsweise nochmals getheilt. 290 : 1.

Fig. 65. Junges Blatt von Utricularia vulgaris L. Es ist über und über mit grossen, schleimabsondernden Drüsen *d* besetzt. Die Borsten an den Blattstrahlen sind mit Ausnahme derjenigen an der Spitze erst in Gestalt kleiner Zäpfchen entwickelt (*bo*). Die junge Blase *b* entspricht morphologisch einem der Fiederblättchen f_1, f_2, f_3 u. s. w., die mit einander alterniren. 250 : 1.

Fig. 66. Sprossstück mit Blasen von Utricularia minor. Vom Hauptspross *hsp* geht ein Blatt ab mit zwei Blasen und drei rudimentären Fiedern *rf*. Die beiden Schläuche zweigen von einem gemeinschaftlichem Stiele ab und müssen aufgefasst werden als zwei aufeinander folgende, metarmophosirte Blattfiedern. 60 : 1.

Klima und Blatt bei der Gattung Quercus.

Von

Wilh. Brenner.

Hierzu 31 Textfiguren.

Immer mehr hat sich in den letzten Jahrzehnten in der Botanik die Ueberzeugung festgesetzt, dass nicht nur den Linné'schen Arten keine feste und unwandelbare Beständigkeit zukomme, dass nicht nur die Arten in beständigem Fluss sich befinden, sondern auch neben den die Artmerkmale bedingenden Gruppen von Abänderungen gewisse Organe in ganz besonderer Weise der Variation fähig sind oder, besser gesagt, auf gewisse äussere Einflüsse zu reagiren vermögen. Ich möchte hier den so viel gebrauchten Ausdruck „Variation" lieber nicht angewandt wissen. Wenn de Vries in seiner neuesten Untersuchung [1]) einen so scharfen Unterschied zwischen Variabilität (individueller und partieller) einerseits und Mutabilität (progressiver und retrogressiver) anderseits constatiert, so möchte ich noch einen Schritt weitergehen und unter Variabilität im eigentlichen Sinne nur diejenigen Abänderungen verstanden wissen, deren Grund und Ursache uns unbekannt ist. Begreiflicherweise war früher das Gebiet dieser Erscheinungen viel grösser als heutzutage, wo wir angefangen haben, die kleinen Verschiedenheiten der vegetativen Organe der Pflanzen auf natürliche Ursachen zurückzuführen; ja es wird stets, je weiter die Forschung dringt, um so weiter eingeschränkt werden müssen. Es wäre dann das Wort „Variation" nichts weiter als ein Hilfsbegriff — deren wir übrigens, beiläufig gesagt, in der Naturwissenschaft schon eine stattliche Zahl haben —, der eine noch vorhandene Lücke vorläufig ausfüllen müsste, wobei es jedem freistünde, mit Hilfe der Wahrscheinlichkeitsrechnung die Gesetze auch dieser Erscheinungen abzuleiten, so lange ihre wirklichen Ursachen noch nicht gefunden sind. Ist dies aber einmal geschehen, so muss man sich bewusst werden, dass dann der Boden für diese Art der Berechnung verloren ist. Es ist mir daher unbegreiflich, wie de Vries, nach den Untersuchungen Stahl's über die Abhängigkeit des Blattes von Standortsbedingungen, noch ein mathematisches Gesetz, das Quetelet'sche, auf die Blätter eines Baumes anwenden will, wo wir es doch in der

1) Hugo de Vries, Die Mutationstheorie. Leipzig 1901.

Hand haben, durch einfache Mittel die Anzahl der kleinen, der grossen oder der mittleren Blätter zu erhöhen oder überhaupt die Blattgrössencurve in jeder beliebigen Weise umzugestalten. Allerdings sind wir ja auch hier noch nicht so weit, werden auch nie dazu kommen, Recepte aufzustellen, nach denen man im Stande wäre, von einer gewissen Pflanze nach Grösse, Form und Structur ganz genau bestimmte Blätter zu ziehen. Es werden auch hier immer noch Einflüsse mitwirken, die wir noch nicht kennen, und die eine neue in noch engeren Grenzen vor sich gehende Variabilität bedingen. Es ist Variabilität, wohin genau alle Kugeln einer Shrapnel fliegen, weil es unmöglich ist, die Wirkung des Sprengstoffes bis in alle Einzelheiten hinein vorauszubestimmen oder nachträglich abzuleiten; aber es ist nicht Variabilität, ob das Geschoss überhaupt über dem Ziel crepirt oder nicht, denn das soll in der Macht des Kanoniers liegen.

Es ist wichtig, dass vorerst wenigstens in Beziehung auf den Blattbau die tieferen Ursachen der formellen und anatomischen Mannigfaltigkeit besser erkannt werden; und es ist auch leicht begreiflich, warum hier zuerst die Arbeit begonnen wurde. Dasjenige Organ, das in erster Linie die Nahrungssorgen übernommen hat, wird auch am allermeisten die gegebenen Verhältnisse auszunützen oder ihnen zu widerstehen suchen müssen.

Auf Veranlassung des inzwischen leider so früh verstorbenen Herrn Prof. Dr. A. F. W. Schimper in Basel habe ich mir die Aufgabe gestellt, zu untersuchen, ob auch innerhalb einer grössern Pflanzengruppe der Blattbau der verschiedenen Arten den Anforderungen des Klimas entspricht. Ich habe hiebei mein Augenmerk nicht nur auf die anatomische Structur, sondern vor Allem auch auf die Blattgestalt gerichtet und die Gattung Quercus als eine der am weitesten auf der Erde verbreiteten als Untersuchungsfeld gewählt. Allerdings traten im Laufe der Untersuchung allerlei Hindernisse auf, die einer klaren und präcisen Lösung der Frage im Wege waren. Vor Allem ist hier zu erwähnen die Unvollkommenheit der systematischen Gruppirung der Eichen. Im Grossen und Ganzen ist seit Endlicher (mit Ausnahme der Systeme Oersted's und Boissier's) die Eintheilung nach den Fruchtbecherschuppen als Hauptprincip wohl mit Recht festgehalten worden, aber im Einzelnen differiren die Systeme A. de Candolle's, Kotschy's und Wenzig's wesentlich von einander. Wo es sich darum handelte, Beziehungen der Blattform zur systematischen Verwandtschaft zu untersuchen, habe ich mich daher stets nur an das System de Candolle's unter Berücksichtigung neuerer Angaben Wenzig's gehalten.

Eine zweite Schwierigkeit bei dieser Untersuchung lag darin, dass die Standortsangaben der Herbarien zum Theil äusserst ungenau und daher für meine Zwecke fast unbrauchbar waren. Zahlreiche Eichenarten haben nämlich je nach ihrem Standort sehr verschiedene Blattformen, die oft einen grofsen Theil der Skala des Eichenblattes überhaupt durchlaufen. Sogar von Quercus pedunculata hat sich einer schon das Vergnügen bereitet, aus einem einzigen Walde bei Driesen in Mähren 71 Varietäten mit Namen zu belegen.[1]) Absolut klare Resultate wären nur dann zu erzielen, wenn alles Material eigens zu diesem Zwecke gesammelt worden wäre. Mit dem Standort „Amerika“ lässt sich oft auch bei anderen Gelegenheiten nicht viel anfangen, geschweige denn hier.

Aber freilich auch da, wo es möglich war, selbst die verschiedenen Standortsformen kennen zu lernen, besonders bei unseren drei einheimischen Eichen, ist die richtige Deutung der abweichenden Formen oft keine leichte. Sonnen- und Schattenblätter, Blätter am Zweigende oder deren Basis, an Adventivtrieben oder Stockausschlägen differiren bekanntlich oft ausserordentlich, und es dürfte gewiss verfehlt sein, wenn man Alles aus einer einzigen Ursache ableiten wollte. Allerdings kann ich mich auch nicht der Ansicht v. Ettingshausen's und Krasan's anschliessen, die in zahlreichen grösseren und kleineren Abhandlungen[2]) für den Gedanken eingetreten sind, alle diese Formen seien nur Atavismen, Wiederholungen früherer Formen, wie sie denn auch für jede derselben eine fossile Eiche zur Hand haben. Das letztere will natürlich gar nicht viel sagen, da man erstens ebenso gut oder noch leichter unter den lebenden Eichen identische Formen finden würde, und anderseits die Bestimmung der fossilen Blattreste, die nur in den allerseltensten Fällen durch Frucht- oder Blüthenfunde erleichtert wird, viel zu unsicher ist, um auf sie so weittragende Schlüsse bauen zu dürfen. Hat sich bei den reinen Systematikern schon lange die Ansicht festgesetzt, dass aus Blattunterschieden oder -ähnlichkeiten allein noch keine Verwandtschaftsbeziehungen abzuleiten seien, wie soll nun hier, wo es sich um ganz

1) W. Lasch, Die Eichenformen der märkischen Wälder, haupts. der um Driesen. Bot. Ztg. 1857 pag. 489 ff.

2) Franz Krasan, Ueber continuirliche und sprungweise Variation. Engl. Jahrb. IX, 88, pag. 380 ff. — Ders., Ergebnisse der neuesten Untersuchungen über die Formenelemente der Pflanzen. Engl. Jahrb. XIII, 92, Beibl. pag. 25 ff. — C. Freih. v. Ettingshausen, Zur Entwickelungsgeschichte der Vegetation der Erde. Sitzber. d. k. Ak. d. W. LXIX B. 74. — Ders., Die Florenelemente in der Kreideflora. Sitzber. d. k. Ak. d. W. LXIX B. 74.

unbekannte Factoren, die vor undenklichen Zeiten wirksam waren, handelt, die Blattform so missbraucht werden dürfen! Zudem sträubt sich mein Verstand, alle diese Erscheinungen nur kurzweg als Atavismus zu erklären, da damit eben rein gar nichts wirklich erklärt, sondern nur das grosse Räthsel der Erblichkeit, sogar in einer äusserst aufdringlichen Form, an Stelle des zu Erklärenden gesetzt wird. Krasan zäumt geradezu das Pferd am Schwanze auf und verlegt schliesslich alle Formenmannigfaltigkeit in graue Vorzeit, von der nur hie und da noch das oder jenes „Formenelement“, durch gewisse Factoren ausgelöst, zu Tage treten, ja sogar durch Combination mit anderen — auch schon längst dagewesenen — zur neuen Art führen kann, leugnet aber rundweg und a priori die Möglichkeit, dass je etwas Neues entstehen könnte. Er glaubt so der Schwierigkeit, das Neue zu erklären, zu entrinnen, wie so viele aus Angst vor der Zweckmässigkeit sich in die Erblichkeit verrennen, ohne zu merken, dass sie vom Regen in die Traufe kommen, indem nicht nur der allereinfachste Vererbungsvorgang für uns weit unbegreiflicher ist, als eine zweckmässige Neubildung, sondern auch, was vererbt wird, einmal eben auch entstanden sein muss. Darum kümmern sich aber allerdings dann die wenigsten und hoffen, dass auch für den geneigten Leser sich das Sprichwort erwahre: Aus den Augen, aus dem Sinn. Es gibt ja bekanntlich zwei Wege, um etwas aus den Augen zu bringen, entweder man macht es thatsächlich so klein, dass man es nicht mehr sieht, wie z. B. die ganz minimen Abänderungen, die dann durch Häufung durch die Selection zu neuen Arten führen sollen, oder man bringt es in möglichst grosse räumliche oder zeitliche Distanz in die graue Vorzeit, die Urschleimära. Auf beide Weise soll mit dem Sichtbarsein auch das Bedürfniss nach Erklärung entfernt werden! Und thatsächlich fallen auch genug scheinbar wissenschaftlich denkende Leute darauf herein.

Kurz, ich glaube, dass mit dieser atavistischen Theorie nichts erreicht wird, und dass wir viel besser auf anderm Wege dazu kommen werden, die Formenmannigfaltigkeit der Eichenblätter zu erklären. Freilich absolut verwerfen möchte ich den soeben besprochenen Factor nicht. In modificirter Form, wie ihn z. B. Potonié[1]) bringt, dürfte ihm gewiss nicht einfach die Berechtigung abgesprochen werden: „Durch Störung veranlasste pathologische Deformitäten, oder mit andern Worten teratologische Erscheinungen, haben die Neigung, Formver-

1) H. Potonié, Paläophytologische Notizen. V. Patholog. Erscheinungen mit atavistischen Momenten. Natw. Wochenschr. XIII, Nr. 35, 98.

hältnisse der Vorfahrenreihe des betreffenden Lebewesens zu recapituliren". Aber gewiss ist dies nicht die einzige Ursache der Mannigfaltigkeit; diese beruht nicht nur auf Hemmungs-, sondern auch auf Neubildungen.

Vor Allem sollte hier das Experiment zu Hilfe kommen. Man sage dann nur nicht wieder, das sei nur ein auslösender Factor, denn damit kommt man eben einmal nicht weiter. Ich habe mich daher bemüht, von verschiedenen Eichenarten durch Cultur in trockenem und feuchtem Raum wenigstens Anhaltspunkte für die weitere Erklärung der Blattform zu erhalten. Aus den Resultaten dieser Versuche glaube ich nicht nur die Stahl'sche Deutung der Standortsunterschiede neu stützen zu können, sondern, noch weiter gehend, auch die Unterschiede der Blattformen in verschiedenen Klimaten als im Wesentlichen auf gleichen Ursachen beruhend darlegen zu können.

Zu den Culturen benutzte ich theils selbst gesammelte Samen unserer Eichen, theils solche, die mir von Herrn Prof. Ch. Flahault in Montpellier waren zugesandt worden. In Beziehung auf Standortsunterschiede war ich grösstentheils auf eigene Beobachtungen oder gütige directe Mittheilungen angewiesen. Wichtig waren mir hiebei namentlich auch acclimatisirte Eichen, wie ich solche aus dem Berliner bot. Garten und von Fratelli Rovelli in Pallanza erhielt, und auch selbst in Kew beobachten konnte. Für die Vergleichung der Arten war ich auf die Herbarien und einige private Sendungen von auswärts angewiesen; alles wurde so viel wie möglich auch anatomisch untersucht. Die genauere Kenntniss der javanischen Eichen wurde mir durch eine Sendung aus dem Garten in Buitenzorg, diejenige der japanischen durch eine solche von Y. Yabe an der Imp. University in Tokyo und diejenige der californischen durch eine sehr werthvolle Sammlung von Typen von Quercus agrifolia und dumosa von Prof. W. R. Shaw in Claremont erleichtert. Von Herbarien bekam ich diejenigen der Universitäten Basel und Zürich, das eidgenössische, das der kgl. Universität München und der k. k. Univ. Wien zu Gesichte. Den Vorstehern und Conservatoren der betreffenden Sammlungen, sowie den oben erwähnten Sammlern sei auch an dieser Stelle für die freundlichen Zusendungen der beste Dank ausgesprochen. Ein kürzerer Aufenthalt in Kew ermöglichte mir schliesslich noch eine Ergänzung des Stoffes in dem dortigen bekannten reichhaltigen Herbarium.

Allgemeines über die Gattung Quercus.

Verbreitung. Von Quercusarten sind über 200 beschrieben worden, deren Wohngebiet fast alle nördlichen gemässigten und sub-

tropischen und einige tropische Gegenden umfasst. Nach der Aufzählung Wenzig's[1]) sind aus Amerika 18 scharf unterschiedene östliche, 79 tropische, subtropische und californische Arten, 47 europäisch-orientalische und 59 asiatische Arten bekannt. Hiezu gesellen sich eine grosse Zahl zweifelhafter Arten und Varietäten, die namentlich bei gewissen Formen in besonders grosser Menge gehäuft sind, so z. B. bei Quercus lusitanica Webb. Nicht alle systematischen Gruppen der Eichen sind übrigens in gleicher Weise verbreitet; die Sectionen Cyclobalanus, Chlamydobalanus, Pasania und Lithocarpus sind auf das tropische und subtropische Asien beschränkt, während die Section Lepidobalanus mit Ausnahme des eigentlich tropischen Asiens das gesammte Gebiet bewohnt. Die Südgrenze des Verbreitungsbezirkes der Eichen liegt auf der westlichen Halbkugel in Venezuela und Columbien, die Nordgrenze geht durch den Nootkasund und den Winipegsee nach Neu-Schottland; auf der östlichen Halbkugel schneidet die Nordgrenze den Süden Norwegens, Schweden, Finnland, den südlichen Ural und verläuft am Oberlauf der sibirischen Flüsse bis an den Amur und die Insel Sachalin. Nach Süden erreicht das Gebiet der Gattung hier nur den Nordrand Afrikas, Syrien und Palästina, die Hochländer Persiens und Afghanistans, um dann im ostindischen Archipel über den Aequator hinausgehend hauptsächlich die grossen Sundainseln, theilweise Neu-Guinea und die Philippinen zu umfassen. Besonders reich an eigenthümlichen Arten ist Mexico, Costarica und Guatemala, das östliche Mittelmeergebiet, besonders Cilicien, das Gebiet von Ost-Bengalen, Burma und Malakka, sowie Japan.

Als Grundlage für die folgenden Untersuchungen dürfte es angezeigt sein, zuerst einen kurzen Ueberblick über die Haupttypen des Eichenblattes in Beziehung auf äussere Form und innere Structur zu geben.

Blattformen. Bei zahlreichen Arten der Gattung finden wir ein ganzrandiges Blatt, das sich ausnahmsweise der kreisrunden Gestalt nähert, meist aber elliptisch oder lanzett in der Richtung des Hauptnerven verlängert ist. Als abgeleitete Form treffen wir zunächst das einfach gezähnte Blatt an, das jedoch selten rein angetroffen wird, sondern meist gleichsam als Uebergangsstadium zu den drei folgenden Typen, dem stachelspitzigen, dem eigenartigen fadenlappigen und dem

1) Th. Wenzig, Die Eichen Europas, N.-Afrikas und des Orients. Jahrb. des kgl. bot. Gartens und des bot. Museums zu Berlin, Bd. IV, 86. — Ders., Die Eichenarten Amerikas, ebendas., Bd. III, 84. — Ders., Die Eichen O.- und S.-Asiens ebendas. Bd. IV, 86.

gelappten aufgefasst werden muss. Der erstere ist durch hervorragende Secundärnerven, die sich mit den stark sklerenchymatischen Randgefässbündeln zu Stacheln vereinigen, charakterisirt; der zweite hat spitze, meist mehrfach geschlitzte Lappen, an deren Ende eine nur wenig starre, auch aus Secundär- und Randnerven gebildete Verlängerung hervortritt; der letzte ist durch mehr oder weniger tief gebuchtete, einfache oder zusammengesetzte Lappen gekennzeichnet.

In Beziehung auf die Consistenz des Gewebes finden wir alle Uebergänge von der dünnsten Blattspreite bis zum derbsten lederigen, fast pappeartigen Gebilde.

Anatomisches. Die Anatomie zeigt verhältnissmässig wenig auffallende Verschiedenheiten. Eine ziemlich eingehende Bearbeitung derselben für die Gruppe Lepidobalanus hat P. C. Schott[1]) geschrieben; eine Untersuchung, die jedoch z. Th. nur zu sehr in Details, Mikrometermessungen u. dgl. eingeht, ohne die Abänderungsgrösse zu berücksichtigen. Die im Titel angekündigten Beziehungen zur systematischen Stellung und geographischen Verbreitung beschränken sich überdies auf einige sehr dürftige Sätze. Wir unterscheiden bei den Eichen drei Haupttypen des anatomischen Baues:

1. Blätter mit deutlichem Wassergewebe oder wenigstens zerstreuten Gruppen von Wasserzellen im Schwammparenchym;
2. Blätter ohne Wassergewebe, aber mit vorherrschender Ausbildung des Schwammparenchyms;
3. Blätter mit vorherrschender Ausbildung der Palissadenzellen.

Es ist hiebei jedoch nicht zu vergessen, dass diese Eintheilung lediglich der Bequemlichkeit wegen eingeführt wird, dass sie nicht feststehenden Typen entspricht, sondern in Wirklichkeit vielmehr überall Uebergänge zu constatiren sind.

Da ich die Haarbildungen später noch genauer besprechen möchte, sei hier nur erwähnt, dass neben einigen weniger verbreiteten andern Epidermisbildungen sehr häufig mehrtheilige stern- oder büschelartige Gebilde, namentlich auf der Blattunterseite, sich finden.

Die Spaltöffnungen sind äusserst gleichartig gebaut, fast nur in der Grösse varriirend, selten etwas eingesenkt oder emporgehoben, meist ohne jegliche Nebenapparate.

Der Gefässbündelverlauf — ein seit langer Zeit für die Systematik als äusserst werthvoll anerkanntes Merkmal — findet sich

1) P. C. Schott, Der anatomische Bau der Blätter der Gattung Quercus in Bez. zu ihrer system. Gruppirung und ihrer geogr. Verbreitung. Diss. Heidelberg, Breslau 1900.

bei den Eichen in allen drei Haupttypen vertreten: der camptodromen, der craspedodromen und brochidodromen. Bei der erstern Nervationsart verläuft der allmählich an Dicke abnehmende Secundärnerv gegen den Rand zu bogenförmig nach dem nächst obern Nerven, sich an diesen anlegend, bei der craspedodromen endigt der mehr gerade verlaufende secundäre Ast in einem Zahn oder Lappen des Randes, bei der brochidodromen spaltet er sich meist bäumchenartig vor Erreichung der Blattperipherie in mehrere Aeste.[1]) Auch hier finden sich zahlreiche Uebergänge.

Die Gefässbündel tragen oben und unten ein stärkeres oder schwächeres parenchymatisches und collenchymatisches Leitgewebe, das den meist geschlossenen Sklerenchymring auf zwei Seiten umgibt und oben und unten mit der Epidermis wenigstens theilweise in Verbindung steht. Die Gefässbündelstämme selbst sind im Mittelnerv entweder nur in zwei oder in drei Gruppen geordnet. Im letztern Fall kehrt der mittelständige den Leptomtheil meist wie der untere nach oben.

Im Folgenden sollen nun zunächst die angestellen Culturversuche besprochen werden, da sie die sichersten Anhaltspunkte dazu geben werden, die Standortsunterschiede und endlich auch die Wirkung der verschiedenen Klimate richtig zu beurtheilen.

I. Culturversuche.

Am 5. Dec. 1900 sammelte ich von einem Exemplar von Quercus pedunculata Ehrh. Eicheln, um sie im Laboratorium des bot. Instituts in Basel unter verschiedenen Bedingungen keimen zu lassen. Da ich bei Gelegenheit einer früheren Untersuchung[2]) zu der Ansicht gekommen war, dass Lichtentzug im Wesentlichen ganz dieselben Veränderungen hervorruft wie feuchte Luft und überdies infolge der mangelhaften Ernährung leicht krankhafte Organbildungen bedingt, beschränkte ich mich auf die Untersuchung der Feuchtigkeitswirkung durch Cultur unter Glasglocken. Am 5. Dec. wurden die Samen gesät, und Ende Januar bis anfangs März erschienen die Keimlinge, die bald alle kräftige Blätter erzeugten. Am 3. Jan. 1901 säte ich überdies noch Samen von Quercus sessiliflora Sm. und Quercus Suber L., die Herr Professor Flahault bei Hyères gesammelt und mir gesandt hatte. In allen Fällen zeigten sich nun zwischen den unter Glas-

---

1) Vergl. z. B. die Abbildungen von Qu. Blancoi, Qu. serrata und pedunculata und Qu. costaricensis.

2) W. Brenner, Untersuchungen an einigen Fettpflanzen. Diss. Basel. Flora 1900.

glocken gewachsenen, täglich begossenen, und den frei gezogenen und trocken gehaltenen Exemplaren bedeutende Unterschiede, sowohl was die äussere Gestalt als was den inneren Bau anbelangt.

a) Quercus pedunculata Ehrh. (Fig. 1).

Das im feuchten Raum gewachsene Blatt ist dunkelgrün gefärbt, von etwas derber Consistenz, oberseits schwach glänzend, unten heller und matt. Die Nervatur tritt unterseits nur schwach hervor und zeigt einfach craspedodromen Verlauf. Die 5—7 Secundärnerven setzen in ziemlich stumpfen Winkeln (50—60°) an den Mittelnerv an und senden nur in grösseren Abständen deutliche tertiäre Zweige aus, die gewöhnlich bogenförmig die gegenüber liegenden Aeste höherer Ordnung verbinden, während nur die äussersten unter sich kräftige Verbindungen eingehen. Der Blattrand bildet vier sanft wellige rundliche Lappen, auch die Spitze des Blattes ist stumpf und die Basis kurz keilig ausgezogen, nur am Grunde schwach abgerundet. Der Blattstiel ist 1 mm lang (Fig. 1 b).

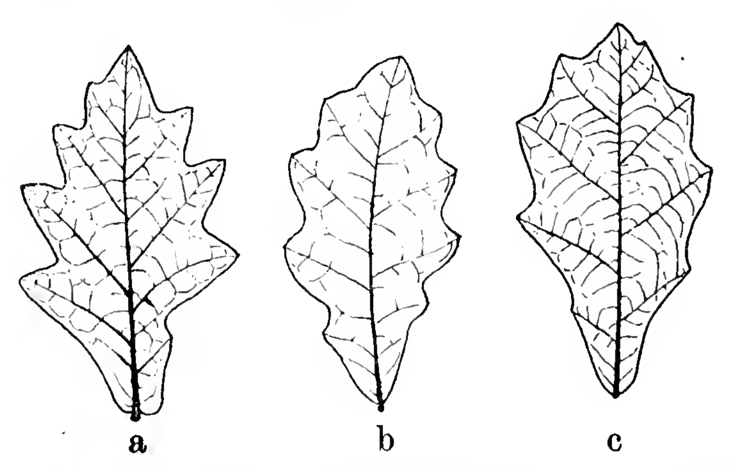


Fig. 1. Quercus pedunculata Ehrh. von Basel. a trocken, b feucht (unter Glocke), c bei wechselnder Feuchtigkeit warm (Victoriahaus). 1/2 nat. Gr.

Das trocken gezogene Blatt ist deutlich hellgrüner, jedoch kaum derber als das feucht gewachsene, oberseits kaum glänzend, unten heller und matt. Die derbe Nervatur tritt auf der Unterseite sehr deutlich hervor und zeigt die 6—8 Secundärnerven in fast spitzen Winkeln (45—50°) aus dem Mittelnerv hervortreten. Das gesammte Adernetz ist schon makroskopisch, besonders aber mikroskopisch, viel dichter und gröber als dasjenige des feucht gewachsenen Blattes. Von den zahlreichen Tertiärnerven schliesst sich eine grosse Zahl unter einander zu Bögen zusammen. Dies kommt daher, weil der Blattrand viel tiefer gebuchtet ist und daher die einfachen Anastomosen zwischen den Secundärnerven überall bis weit ins Blatt hinein unterbrochen werden müssen. Meist sind jederseits auch nur vier, selten fünf Blattlappen vorhanden, die jedoch alle spitzer enden als beim feucht gezogenen Blatte. Auch die Blattspitze ist spitz und die Basis etwas keilig und meist herzförmig gebuchtet. Der Blattstiel ist 1 mm lang (Fig. 1 a).

Obschon das feucht gewachsene Blatt eher etwas kleiner ge-

blieben ist als das trocken gezogene, ergibt sich aus einem einfachen Transpirationsversuch durch Wägen sorgfältig abgenommener und einige Zeit denselben Bedingungen ausgesetzter Blätter, dass durch entsprechende anatomische Veränderungen bei ersteren dafür gesorgt worden ist, dass es trotz der hemmenden Feuchtigkeit noch genügend transpiriren und assimiliren kann.

Tabelle der Transpirationsgrösse eines feucht und eines trocken gewachsenen Blattes von Quercus pedunculata Ehrh., während 1 Std. unter gleiche Bedingungen gebracht.

	Trocken gewachsen	Feucht gewachsen
9 Uhr 30	0,154 g	0,096 g
10 Uhr 30	0,146	0,041
Verlust	0,008 g	0,055 g

Schon nach einer Stunde hat das feucht gewachsene Blatt mehr als die Hälfte seines Frischgewichtes verloren, auch äusserlich ist es welk geworden, während man dem trocken gewachsenen noch nichts ansieht.

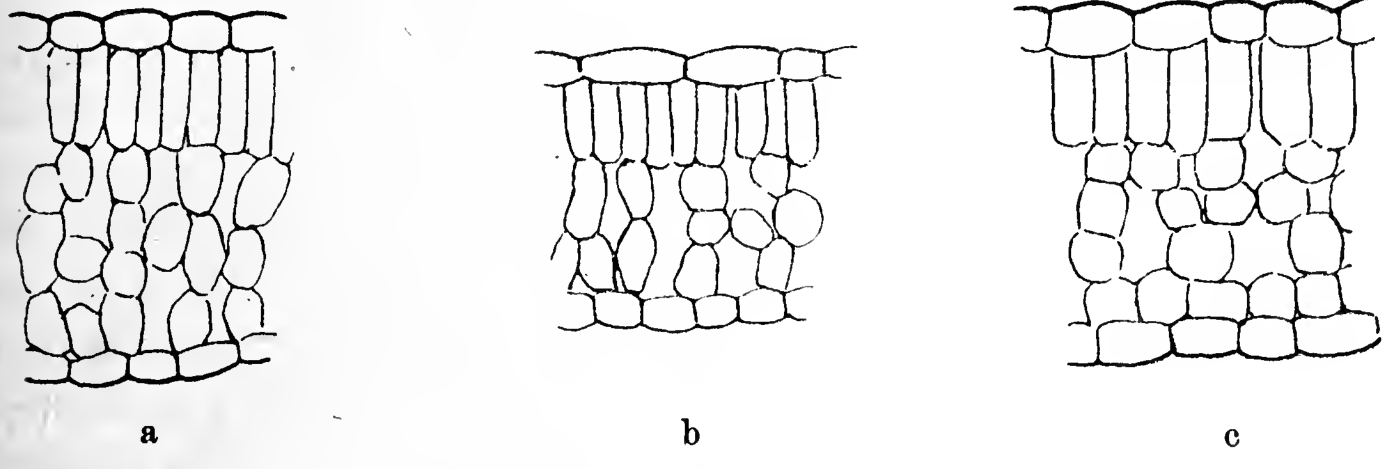


Fig. 2. Quercus pedunculata Ehrh. von Basel. Querschnitt. a trocken, b feucht (unter Glocke), c bei wechselnder Feuchtigkeit warm (Victoriahaus).

Anatomisch unterscheiden sich die Blätter hauptsächlich in folgenden Punkten, entsprechend allen bisherigen derartigen Untersuchungen. Beim feucht gewachsenen finden wir tangential gestreckte Epidermiszellen mit schwach verdickter Aussenwand und wenigstens auf der Blattunterseite stark gefältelten Radialwänden. Die Stomata sind zwar eher weniger zahlreich, aber viel grösser und mit stets weit geöffneter Spalte. Die Palissadenzellen schliessen nur lose an einander an und zeigen auf Flächenschnitten ebenfalls eine deutliche tangentiale Erweiterung. Das Schwammparenchym ist sehr locker gebaut. Bei einem Schnitt durch den Mittelnerv fällt gegenüber dem trocken ge-

wachsenen Blatt hauptsächlich eine Verminderung des parenchymatischen und collenchymatischen unteren Geleitgewebes auf, während die Mächtigkeit des Sklerenchymringes und des Holzgewebes nicht stark differirt (Fig. 2 b, a).

Parallelversuche zeigten in Beziehung auf die Anatomie stets dasselbe Verhalten, nur die äussere Form war in den einzelnen Fällen etwas variabel, jedoch nur in engeren Grenzen. Recht hinderlich ist bei diesen Versuchen die bei unseren Eichen häufig auftretende Tendenz zu Deformitäten, namentlich durch sog. Blattschwund, wobei einzelne Partien am Rand oder mitten in der Spreite absterben, so dass das Blatt oft ganz verunstaltet wird. Beim Transpirationsversuch verhalten sich jedoch alle Blätter vollständig wie beim angegebenen Fall.

Besondere Veränderungen sind nun nur noch bei zwei im Victoriahaus des Gartens cultivirten Exemplaren zu erwähnen. Bei wechselnder Feuchtigkeit und steter Wärme entwickelten sich hier Blätter, die an geringer Ausmodellirung die unter Glocke gewachsenen z. Th. erreichten, ja sogar übertrafen (Fig. 1 c). Die anatomischen Verhältnisse dieser Organe liessen sich in Beziehung auf die Grösse der Elemente ebenfalls neben diejenigen der feucht gewachsenen stellen, während ihre dichte Anordnung mit Vermeidung grosser Intercellularen mehr derjenigen der trocken gehaltenen entsprach. Namentlich auffallend sind die beinahe cubischen Schwammparenchymzellen und die grossen, nicht nur tangential, sondern auch radial etwas erweiterten Epidermiszellen, die hier ein eigentliches Wassergewebe bilden (Fig. 2 c). Auch das hier vorwiegend parenchymatische Geleitgewebe des Mittelnerven ist oben und unten besonders stark entwickelt. Die Stomata sind unterseits sehr zahlreich, aber sehr klein und meist kaum geöffnet. All dem entspricht das Verhalten dieser Blätter beim Transpirationsversuch, indem sie noch langsamer Wasser verlieren als die trocken gewachsenen, eine Erscheinung, die mich zuerst, da ich den anatomischen Bau noch nicht untersucht hatte, sehr überraschte. Noch ist zu beachten, dass die Nervation sich sowohl vom feuchten als vom trockenen Typus dadurch unterscheidet, dass zwar nicht direct die Anzahl der Secundärnerven erhöht ist, aber dass kleinere Aeste zwischen den Secundärnerven die Mittelrippe oder diese selbt verlassen, die theilweise nicht direct in einem Bogen an den nächst unteren secundären Ast anschliessen, sondern die Tendenz zeigen, sich im Gegentheil nach oben zu wenden.

Zur Erklärung dieser Erscheinungen kann man wohl auch hier nach dem Vorgange Kohl's die Turgorverschiedenheiten zu Hilfe

nehmen, wobei aber, wie ich in meiner oben citirten Arbeit näher aus einander setzte, zu beachten ist, dass man dabei nur an einen anstossgebenden Factor zu denken hat, und überdies unerklärt bleibt, warum im feuchten Raum vorzugsweise der Tangentialdurchmesser der Zellen und z. Th. sogar die Intercellularen vergrössert werden und nicht der Radialdurchmesser, der die Richtung des kleinsten Widerstandes darstellt. Ebenso bleibt nun hier unerklärt, warum im Victoriahaus der wenigstens zeitweise stark gesteigerte Turgor sich in einer allseitigen Erweiterung der Zellen ohne Bildung von grösseren Intercellularen kundgibt. Verständlich ist ein Transpirationsschutz in diesem Falle insofern, als jeder Wechsel des Feuchtigkeitsgrades der Luft bei der herrschenden Wärme viel rascher die Pflanze gefährden könnte. Das ausgebildete Wassergewebe wäre dann wohl einfach als eine Einrichtung aufzufassen, das bei der gesteigerten Wachsthumsenergie andringende Wasser, das der Gefährlichkeit wegen eben nicht alles durch Transpiration abgegeben werden darf, in bestimmte Gewebe bei Seite zu schaffen, wo es überdies bei sehr starker Verdunstung der Pflanze wieder nützlich werden könnte. Es setzt also die Entstehung eines solchen Wassergewebes einen Wechsel der Feuchtigkeit voraus. In der That überzeugten mich Messungen mit einem Hygrometer von den beträchtlichen Schwankungen des Wasserdampfgehaltes der Atmosphäre im Victoriahaus. An warmen Tagen sank das Instrument oft bis auf 53 %, um nach erneutem Bespritzen der Pflanzen und des Bodens sofort auf 100 % zu steigen.

Was nun die äussere Gestalt des Blattes anbetrifft, so glaube ich die Entstehung der tieferen und spitzeren Lappen in trockener Umgebung rein mechanisch ableiten zu können. Die Blattspreite kann sich nämlich gewiss nur da entwickeln, wo die Wasserzufuhr noch genügend gross ist, um einen Ueberschuss über den Transpirationsverlust zu liefern. Dies wird aber bei unseren Eichen bei starker Transpiration nur am Secundärnerv selbst bis zu einer gewissen Distanz vom Mittelnerv der Fall sein können, während die Tertiaräste um so weniger dazu befähigt sind, je weiter entfernt vom letztern sie liegen. Ist nur sehr schwache Transpiration vorhanden, so werden alle oder fast alle Tertiärnerven bis an den Rand hinaus eine directe Verbindung zwischen den secundären Zweigen bilden können, im idealen Falle also ein ganzrandiges Blatt erzeugen, während sie um so tiefer ins Blatt hinein unterbrochen resp. zu einem bogenförmigen Anschluss unter sich gezwungen werden, je stärker der Transpirationsverlust sich geltend macht. Indem sich dasselbe zwischen dem ein-

zelnen Tertiärnerven wiederholt, kann schliesslich sogar eine doppelte Buchtung der Spreite entstehen.

Hiebei ist zu beachten, dass diese secundären Lappen am oberen Rand der Bucht darum zahlreicher sein werden, weil die in allen Eichenblättern meist schräg von oben nach unten aussen verlaufenden Tertiärnerven die primäre Ausbuchtung an ihrem oberen Rande in grösserer Zahl senkrecht treffen müssen, als am unteren Rand. Das trocken gewachsene Blatt ist also durch tief- und spitz-, das feucht gewachsene durch seicht- und stumpf gebuchteten Rand gekennzeichnet. Allerdings setzt dieser Erklärungsversuch voraus, dass die Anzahl der ausgebildeten Secundärnerven wesentlich unter den verschiedenen Bedingungen constant bleibt; ist dies nicht der Fall, so wird auch bei stärkerer Transpiration unter Umständen ein weniger tief gebuchtetes Blatt entstehen können. In der That sehen wir dies in gewissem Sinne bei unserem Versuch im Victoriahaus, wo offenbar infolge des genügenden Wasserzuflusses und der wachsthumsfördernden hohen Temperatur die Nervatur auch in ihrem Verlauf etwas verändert wurde. Allerdings ist hier zugleich nicht von stets gesteigerter Transpiration zu sprechen und daher der anders gestaltete Blattrand theilweise auch auf die umgebende Feuchtigkeit zurückzuführen.

Nach diesen Auseinandersetzungen komme ich zu dem Ergebniss, dass die Anzahl und der Verlauf der Secundärnerven durch die Wachsthumsintensität, besonders die dieselbe fördernde Wärme bedingt ist, die Gestalt des Blattrandes abhängig ist einerseits von der Anzahl der Secundärnerven und anderseits von der Stärke der Transpiration, der Verlauf der Nervenendigungen, besonders der Tertiär- und Quartärnerven endlich von dem Verlauf des Blattrandes.

b) Quercus sessiliflora Smith.

Die von Herrn Prof. Ch. Flahault bei Hyéres gesammelten und mir freundlichst zugestellten Samen keimten unter ähnlichen Bedingungen wie diejenigen von Qu. pedunculata.

Das feucht gewachsene Blatt ist dunkelgrün, schwach derb und etwas glänzend, unten heller und schwach behaart. Die Nervatur ist craspedodrom und nur schwach hervortretend; der Blattrand bildet jederseits 4—5 ziemlich kurze, aber spitze Lappen und ist gegen den Stiel zu keilig (Fig. 3 b).

Das trocken gewachsene Blatt ist kleiner, etwas heller oder mehr blaugrün, derb und schwach behaart. Das stark vortretende Adernetz zeigt auch craspedodromen Verlauf, aber viel stärkere Tertiärnerven

als beim feucht gewachsenen Blatt. Der Blattrand ist 4—5fach schwach gebuchtet, die ebenfalls spitzen Lappen bleiben aber an Grösse hinter denen des feucht gezogenen Organs deutlich zurück. Die Blattbasis ist gestutzt bis fast herzförmig gebuchtet (Fig. 3a).

Transpirationsversuche ergaben auch hier für das feucht gewachsene Blatt eine viel raschere Wasserabgabe; auch die anatomischen Unterschiede sind ganz die gleichen wie bei Qu. pedunculata.

Es wurde hier noch ein Versuch mit wechselnder Feuchtigkeit angestellt, indem eine junge Pflanze jeden Tag für einige Stunden aus der Glocke herausgenommen und der freien Luft ausgesetzt wurde, wobei natürlich die vorher ausgebildeten Blätter alle abstarben. Das neu gebildete Blatt unterscheidet sich in der Form vom feucht gewachsenen durch kürzere aber noch spitzere, fast zahnartige Lappen;

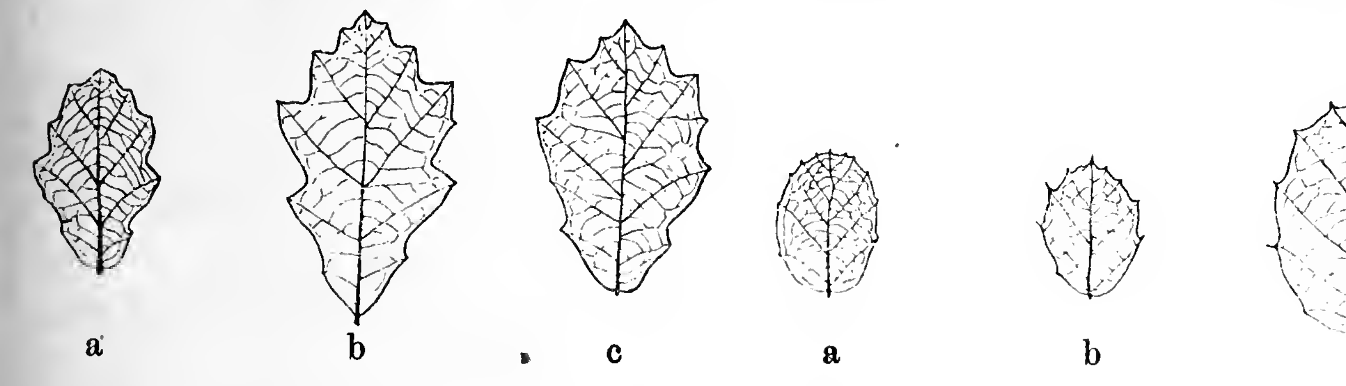


Fig. 3. Quercus sessiliflora Sm. von Hyères. a trocken, b feucht (unter Glocke), c abwechselnd unter Glocke und frei. $^1/_2$ nat. Gr.

Fig. 4. Quercus Suber L. von Hyères a trocken, b feucht (unter Glocke) c bei wechselnder Feuchtigkeit warm (Victoriahaus). $^1/_2$ nat. Gr.

seine Nervatur ist kräftiger, die Blattbasis gestuzt, die Consistenz schwach derb und die Oberseite glänzend hellgrün (Fig. 3c). Die anatomischen Verhältnisse gleichen ebenfalls mehr derjenigen des feucht gewachsenen Blattes mit dem einzigen Unterschied, dass das Schwammparenchym cubisch kleinzelliger und eher dichter ist. Trotzdem ist die Wasserabgabe beim Versuche eine beinahe ebenso rasche wie bei dem ganz unter Glocke gewachsenen Blatte. In dem Versuch mit Qu. pedunculata im Victoriahaus waren die die Transpiration begünstigenden, hier die sie hemmenden Factoren vorherrschend.

c) Quercus Suber L.

Die von Hyères stammenden Eicheln dieser Art lieferten unter den verschiedenen Bedingungen äusserlich nur wenig differirende Pflanzen.

Das in feuchter Luft gewachsene Blatt ist dunkelgrün, dünn, oberseits glänzend, unterseits heller; die Gestalt ist rundlich oval, der

Blattrand mit durchschnittlich 4 bis 1,2 mm langen, wenig derben Stacheln versehen, die meist an kurzen Zähnen sitzen. Aus der Mittelrippe entspringen 3—4 schwache Secundärnerven unter ca. 45°, die durch nur wenige tertiäre Zweige miteinander verbunden sind. Der Blattstiel ist 1,3 mm lang (Fig. 4 b).

Das in trockener Luft gewachsene Blatt ist etwas heller, oben mattglänzend, etwas bläulich bereift, derber als das oben beschriebene, unterseits matt. Der Blattrand ist gleichmässig elliptisch ohne eigentliche Zähne, nur mit kurzen, aber festen, bis 0,8 mm langen Stacheln. Die 5—6 deutlichen Seitennerven entspringen unter 45° und sind durch zahlreiche kräftige Tertiärnerven verbunden. Der Blattstiel ist 1,5 mm lang (Fig. 4 a).

Das im Victoriahaus gewachsene Blatt ist bedeutend grösser und erinnert mehr an das trocken gezogene, mit dem einzigen Unterschied, dass die Secundärnerven aussen in kurze Zähne und 1,2 mm lange Stacheln enden. Der Blattstiel ist hier bis 1,7 mm lang (Fig. 4 c).

Transpirationsversuche ergaben wieder für das feucht gewachsene Blatt einen sehr raschen, für das trocken gehaltene einen sehr langsamen und für das Blatt aus dem Victoriahaus einen ebenfalls langsamen Wasserverlust.

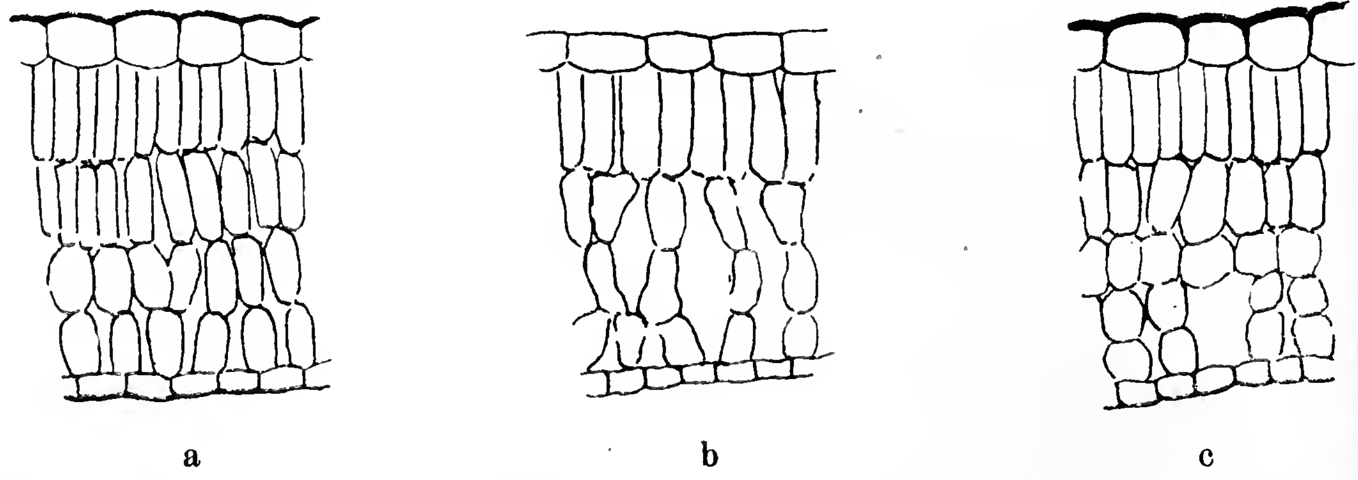


Fig. 5. Quercus Suber L. von Hyères. Querschnitt. a trocken, b feucht (unter Glocke), c bei wechselnder Feuchtigkeit warm (Victoriahaus).

In Beziehung auf die Anatomie gilt dasselbe wie für Qu. pedunculata. Im normalen Zustand ist Qu. Suber ausgezeichnet durch stark verdickte Epidermiszellen und mehrschichtiges, langzelliges Palissadenparenchym, das allmählich nach unten in wenig differenziertes Schwammparenchym übergeht. Annähernd die normalen Verhältnisse treffen wir beim trocken gehaltenen Blatt an (Fig. 5 a), während das feucht gewachsene nur eine eigentliche Palissadenschicht und sehr lockeres Schwammparenchym zeigt neben tangential etwas gestreckten Epidermiszellen (Fig. 5 b). Das Blatt aus dem Victoriahaus zeigt auch

hier den dichteren Bau mit cubischem Schwammparenchym und grossen, oberseits verdickten Epidermiszellen. Auch hier sind die Palissadenzellen gegenüber dem trocken gewachsenen Blatt tangential und radial etwas gedehnt, während die Stomata eher verkleinert erscheinen (Fig. 5 c).

In Beziehung auf die Blattform hätten wir also hier und bei Qu. sessiliflora von Hyères ein Qu. pedunculata entgegengesetztes Verhalten. Während dort in feuchter Umgebung die Lappen verkürzt werden, nehmen die entsprechenden Gebilde hier unter gleichen Verhältnissen grössere Dimensionen an. Wir müssen uns aber hierbei daran erinnern, dass wir hier von einem an trockenes Klima gewöhnten Blatte ausgegangen sind, das durch lange Anpassung Zeit gewonnen hat, durch geeignete Einrichtung seiner Nervation sich gegen zu starkes Zerschlitztwerden des Blattrandes zu schützen. Nur wenn wir die Nervatur des Korkeichenblattes näher ins Auge fassen, können wir begreifen, wieso im trockenen Mediterranklima ein sozusagen ganzrandiges Blatt sich erhalten konnte. Das verhältnissmässig kleine Blatt von Qu. Suber wird nämlich in so ausgiebiger Weise von den nahe bei einander liegenden 5—6 Secundärnerven und den diese verbindenden starken Tertiärnerven mit Wasser versorgt, dass auch die Peripherie noch genügend Feuchtigkeit erhält, um sich entwickeln zu können. Neben dem Gedrängtstehen der secundären Aeste ist es namentlich einem in der Nähe des Randes entspringenden, nach unten verlaufenden, besonders stark entwickelten Tertiärnerven zuzuschreiben, dass hier die Ausbuchtung unterbleibt und sogar im Gegentheil der Rand, der sich unmittelbar neben dem schroffen Ende des Secundärnerven schon nach einwärts gewendet hatte, hier wieder nach aussen gebogen wird, wodurch eben jene hübsch geschweifte Peripherie des Korkeichenblattes bedingt wird (vgl. Fig. 6). Die Nervatur nähert sich also hier der brochidodromen. Während nun bei grosser Feuchtigkeit die Wachsthumsenergie am Ende des starken secundären und äusseren tertiären Nerven hier besonders gesteigert und daher die Hervorragungen vergrössert werden müssen, verursacht dieselbe Erscheinung bei der Pedunculataform eine Nivellirung des Blattrandes, weil dort, als an einem an geringere Transpiration angepassten Blatte, die Enden des secundären und der äusseren tertiären Nerven nur noch schwach und kaum von den feinsten Abzweigungen verschieden gestaltet sind. Ganz ähnlich muss das Verhalten von Qu. sessiliflora aufgefasst werden, wo


Fig. 6. Quercus Suber. Blattrand mit Nervatur.

ebenfalls die durch Anpassung an das Mediterranklima erworbene starke secundäre und tertiäre Nervatur zu starke Lappung in trockener Umgebung verhindert, in ungewohnter Feuchtigkeit aber durch Hypertrophie dieser Theile gerade vergrössert.

Ein ganz anderer Erklärungsversuch für die Ausbildung der Lappen bei gewissen Eichen gibt Lubbock.[1]) Er bringt sie in Zusammenhang mit der verschiedenen Knospenlage der Blätter von pedunculata u. a. gegenüber Suber und Verwandten. Bei ersterer sei das Blatt in der Knospe mehr zusammengedrückt und könne sich daher an den Stellen, wo es durch die Rippen gehindert werde, nicht recht entwickeln. Ich denke, meine Versuche sprechen zur Genüge gegen diese sonst schon auf recht schwachen Füssen stehende Hypothese.

Teleologisch so kleine Formverschiedenheiten deuten zu wollen, ist allerdings ein sehr gewagtes Unterfangen; aber trotzdem darf die Vermuthung ausgesprochen werden, dass die Ausbildung des kleinen Suberblattes mit der nahezu brochidodromen Nervatur wohl nicht allein auf die mechanischen Wirkungen der Verdunstung einerseits, und der durch die Wärme geförderten Wachsthumsintensität anderseits zurückgeführt, sondern auch als Präservativmittel gegen die Ausbuchtung kann aufgefasst werden. Grosse Spreite und starke Ausbuchtung würde leichtere Beweglichkeit der Blätter resp. deren Lappen und infolge davon zu starke Transpiration hervorrufen. Umgekehrt dürfte bei Qu. pedunculata die Lappenbildung darum nicht verdrängt worden sein, weil sie, wie dies schon Kerner betonte, ein durchbrocheneres Laubmosaik und damit einen intensiveren Lichtgenuss der inneren Theile der Krone ermöglicht, ein Vortheil, der in einem gemässigten Klima ohne Gefahr der Schädigung durch zu grosse Verdunstung kann geboten werden.

II. Sonnen- und Schattenblätter.

Ein bekannter Standort von Quercus pubescens Willd. findet sich unweit Basel auf einem in die Rheinebene vorstossenden Kalkriff, dem sog. Isteiner Klotz. Dieser von der Sonne intensiv getroffene Felsen ermöglicht nicht nur den Anbau eines bekannten guten Weines, sondern gibt nicht wenigen mediterranen Florenelementen einen ihnen vollkommen zusagenden Zufluchtsort. Ueberall auf der Höhe des Felsens, sowohl auf der Süd- als der Westseite, stehen die strauch- und baumförmigen Exemplare von Qu. pubescens. Wenn man die Blätter dieser

1) J. Lubbock, On the shape of the oak-leaf. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. New-castle-upon-Tyne 1889, London 1890 p. 626. Ref. Just 89, I, p. 444.

Bäume näher ansieht, so ist man erstaunt ob der Mannigfaltigkeit der Formen, die uns hier entgegentritt: nicht nur jeder Baum, zum Theil die einzelnen Zweige weichen in nicht unbedeutendem Maasse von einander ab, und es hält schwer, das Regelmässige in diesem scheinbaren Durcheinander herauszufinden. Immerhin fiel mir gleich eine Blattart, die ich an einer besonders sonnigen Stelle an einem südlichen Aste gesammelt hatte, auf durch den mehr breitelliptischen Umriss, die langen Lappen mit je 1—4 spitzen Zipfeln und den langen Blattstiel (Fig. 7 a). Demgegenüber zeichnete sich ein im Schatten anderer, früher belaubter Gewächse entsprossenes Blatt durch langelliptischen Umriss, nicht sehr tiefe Buchtung mit nur 1—2 zipfligen rundlichen Lappen, keilig vorgezogener Blattbasis und kürzeren Blattstiel aus (Fig. 7 b). Ein grundständiger Adventivtrieb hatte äusserst

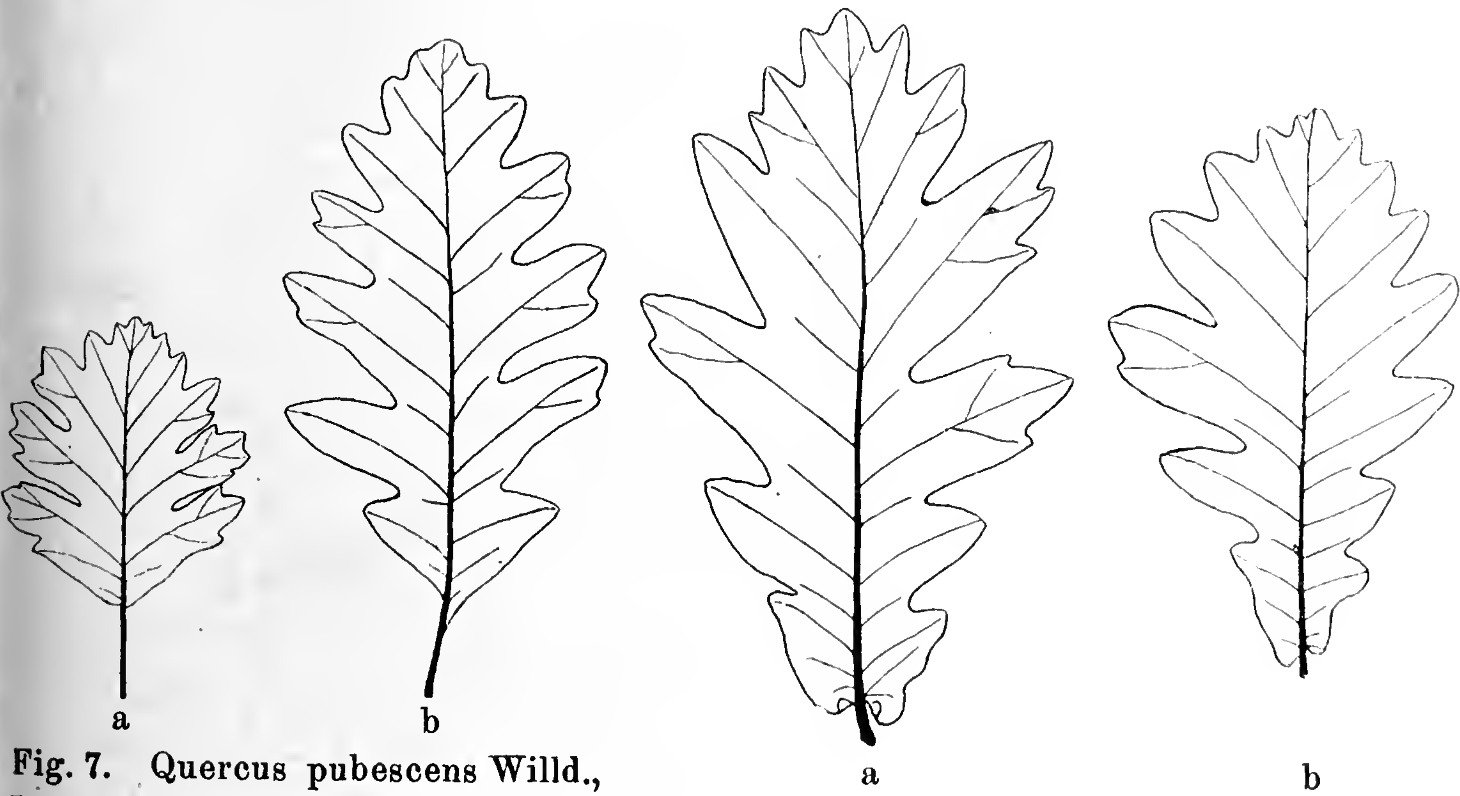


Fig. 7. Quercus pubescens Willd., Istein. a Sonnenblatt, b Schattenblatt. 1/2 nat. Gr.

Fig. 8. Quercus pedunculata Ehrh., Hard b. Basel. a Sonnenblatt, b Schattenblatt. 1/2 nat. Gr.

üppige, kurzgestielte Blätter mit spitzen, ziemlich tief eingeschnittenen Lappen erzeugt, während an einem einjährigen Exemplar im Schatten alter Bäume die Lappen zwar spitz, aber nur sehr kurz und einfach waren. Was mir aber beim Vergleiche aller dieser Formen mit meinen nach den Herbarien angefertigten Zeichnungen auffiel, war der Umstand, dass die entsprechenden ähnlichsten Formen alle entschieden südlichen Typen angehörten. Das Sonnenblatt entsprach ganz dem von Qu. pubescens vom St. Loup bei Montpellier, das Schattenblatt einer Qu. pinnatifida vom Olymp, das Blatt des Adventivtriebes stimmte auffallend mit Qu. Farnetto aus Apulien und das Blatt der

jungen Pflanze mit einer Form von Qu. lanuginosa Lam. aus Dalmatien. Der sehr sonnige Standort ist also nicht nur durch eine mehr südliche Art, sondern auch durch ganz besonders südliche Formen ausgezeichnet. Das eigentliche Sonnenblatt ist hier entsprechend unseren Beobachtungen bei den Culturversuchen dem Schattenblatt gegenüber durch tiefere Buchtung, spitzere, mehr getheilte Lappen und längeren Blattstiel ausgezeichnet, während jenes durch etwas dunklere Färbung und stärkeren Glanz der Oberseite auffällt.

Von Quercus pedunculata Ehrh. sammelte ich am Westrand der Hard bei Basel von zahlreichen Bäumen Sonnen- und Schatten-

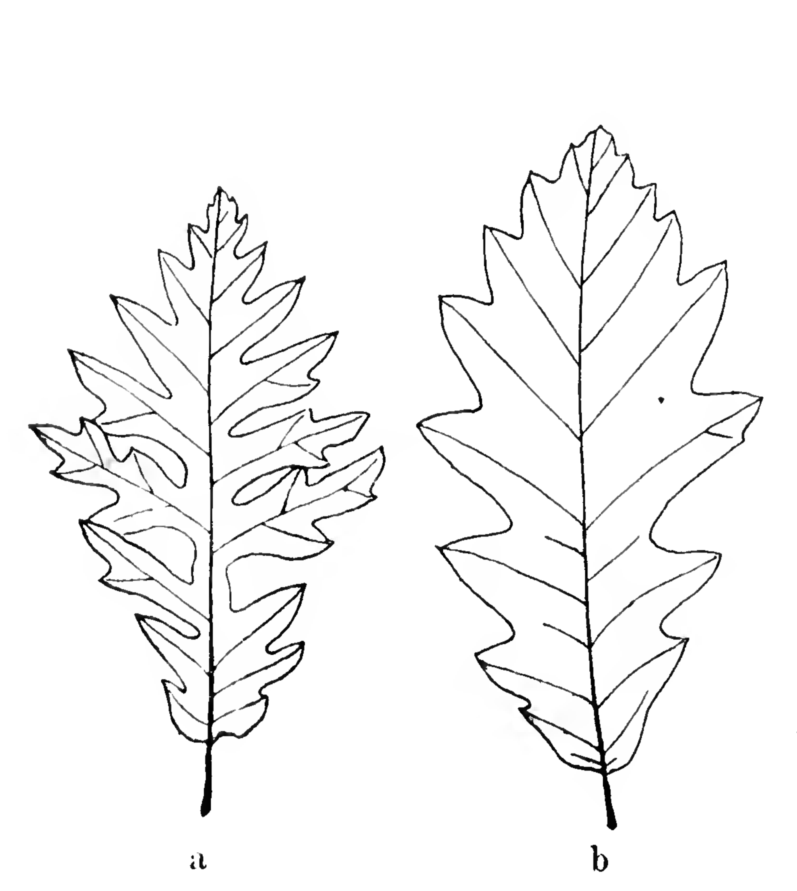


Fig. 9. Quercus Cerris L., bot. G. Kew. a Sonnenblatt, b Schattenblatt. $^1/_2$ nat. Gr.

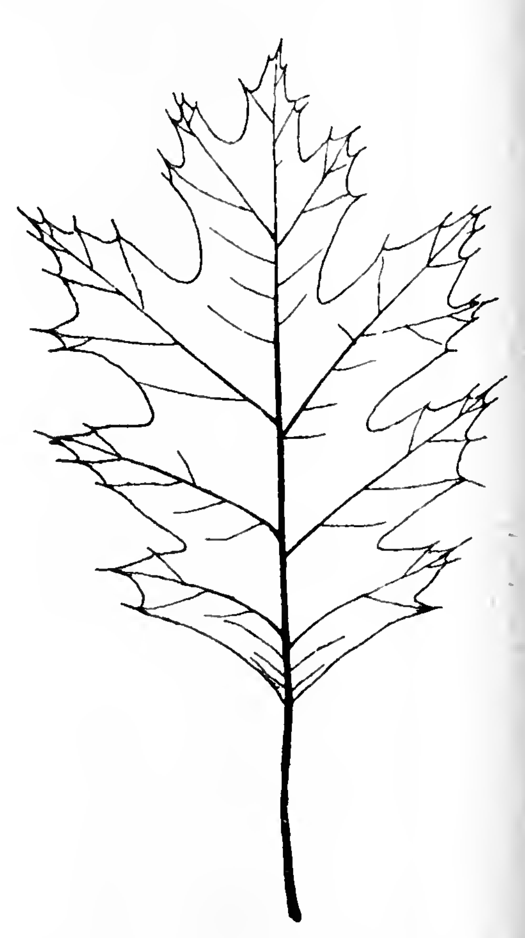


Fig. 10. Quercus rubra L. bot. G. Basel. Sonnenblatt. $^1/_2$ nat. Gr.

blätter, die alle den Culturversuchen entsprechende Verhältnisse zeigten: beim ersteren längerer Blattstiel, tiefere, spitzere Lappen, oft auch derbere Consistenz und tiefer gebuchtete Basis. Im Grossen und Ganzen waren die Verschiedenheiten lange nicht so gross, wie bei Qu. pubescens von Istein; alle zeigten typische Pedunculata-Form mit groben, rundlichen Lappen (vgl. Fig. 8).

Bei meinem Besuch in Kew fand ich Gelegenheit, an den zahlreichen dort cultivirten Eichen nach den Unterschieden zwischen Sonnen- und Schattenblättern zu suchen, und fand hiebei alle meine bisherigen Beobachtungen bestätigt. Deutlich grössere und spitzere Lappen, theilweise längeren Blattstiel, stets derbere Consistenz, mehr

gebuchtete Basis und hellere, oft mehr bräunliche Färbung zeigten die Sonnenblätter von Quercus Cerris L. (Fig. 9) und ihre Varietäten, wie Qu. Lucombeana, die in prächtigen Exemplaren die dortigen Gärten zieren. Dasselbe beobachtete ich bei den europäischen Qu. sessiliflora Sm., Toza Bosc., conferta Kit. und den nordamerikanischen Qu. macrocarpa Mchx. und prinoides Willd. (vgl. auch Fig. 18). Instructiv war auch der diesen Verhältnissen ganz entsprechende Unterschied zwischen einem den Seewinden preisgegebenen und einem geschützt gewachsenen Blatt von Qu. pedunculata an der Südküste Englands, eine Beobachtung, die mich in der Erklärung dieser Erscheinungen aus den Transpirationsbedingungen bestärkte.



Fig. 11. Quercus rubra L., bot. G. Basel und Kew. a Sonnenblatt Kew, b Schattenblatt Basel. 1/2 nat. Gr.

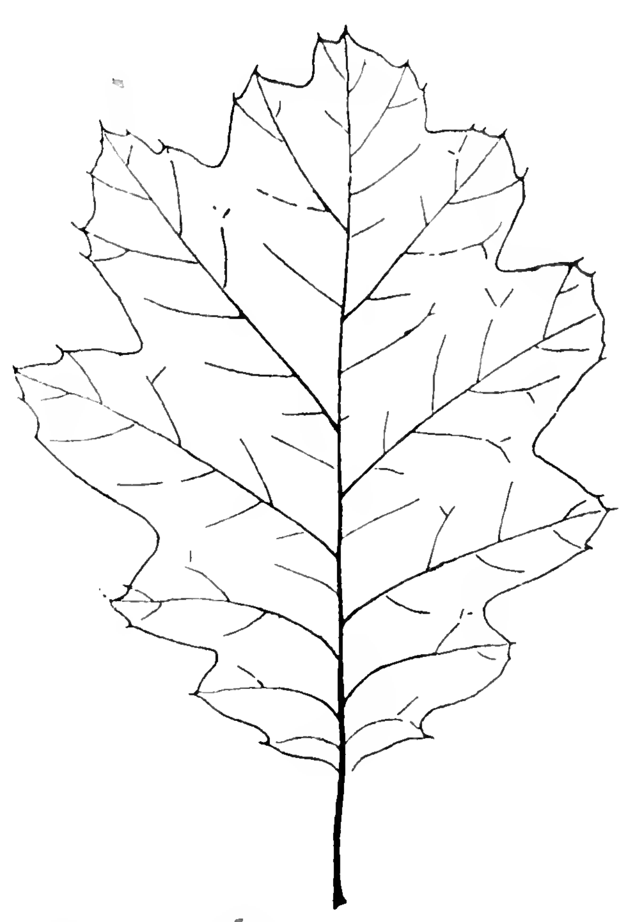


Fig. 12. Quercus rubra L., bot. G. Kew. Schattenblatt. 1/2 nat. Gr.

Das Verhalten der fadenlappigen Formen ist ein ganz ähnliches. Qu. rubra L., die ich schon aus dem botanischen Garten in Basel kannte, erzeugt auch in Kew in der Sonne stärkere und namentlich spitzere Lappen und längeren Blattstiel als im Schatten. Schon hier sei darauf hingewiesen, dass die drei Abbildungen von Qu. rubra, die ich beilege, noch die interessante Thatsache zeigen, dass das Schattenblatt von Basel fast genau dem Sonnenblatt aus dem nördlicheren Kew entspricht, während das dortige Schattenblatt noch eine weitere Stufe der Veränderung erkennen lässt (Fig. 10, 11, 12).

Auch bei diesen Formen ist das Blatt in der Sonne derber und heller grün. Gleiches Verhalten zeigt die in Kew cultivirte Qu. heterophylla Mchx.

Im Gegensatz zu diesen gemässigte Klimate bewohnenden Arten stehen auch hier zunächst die mediterranen und californischen Formen.

Schon Qu. lusitanica Webb. zeigt in Kew deutlich stärkere spitze Lappung im Schatten als in der Sonne (Fig. 13). Der Unterschied in Beziehung auf Consistenz, Farbe, Blattstiel und Basis bleibt derselbe wie bei den bisher besprochenen Eichen. Qu. Ilex L. hat bei allen von mir untersuchten Exemplaren in verschiedenen Gegenden Süd-Englands ein ganzrandiges, derbes, unterseits graufilziges,

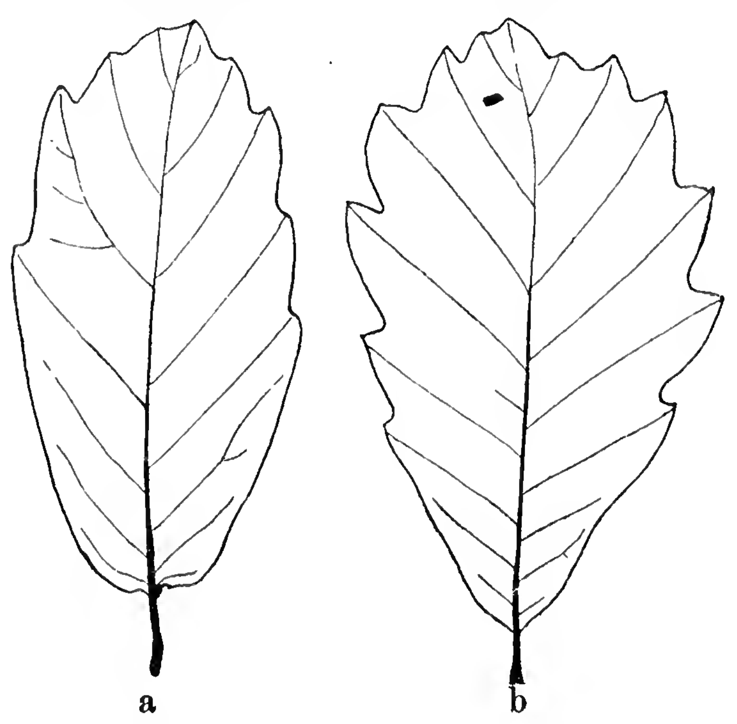


Fig. 13. Quercus lusitanica Webb., bot. G. Kew. a Sonnenblatt, b Schattenblatt. 1/2 nat. Gr.

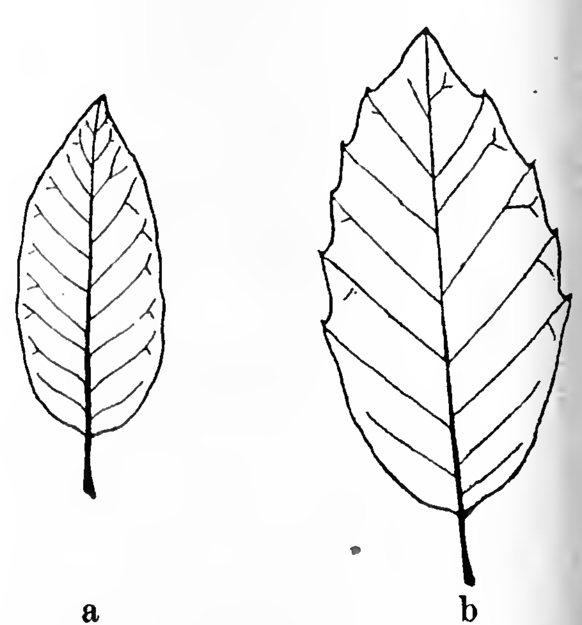


Fig. 14. Quercus Ilex L., bot. G. Kew a Sonnenblatt, b Schattenblatt. 1/2 nat. Gr.

heller grünes Sonnenblatt und ein mehr oder weniger gezähntes oder gar gebuchtetes, dünnes, unten nur schwach behaartes, dunkelgrünes Schattenblatt. Blattstiel und Basis zeigten hier keine Differenzen (Fig. 14). Qu. Pseudosuber Santi und Qu. Suber L. wiesen nur geringe und undeutliche Unterschiede auf, während Qu. coccifera L. im Schatten ebenfalls grössere, länger bespitzte und stärker geschweifte Blätter trug. Die californische Qu. agrifolia Née., von der ich durch die Güte von Prof. Shaw in Claremont ausgezeichnetes Material erhielt, schliesst sich ziemlich an Qu. Ilex an. Das grosse, dünne Schattenblatt trägt oft an eigentlich lappenartigen Ausbuchtungen des Randes zahlreiche weichere Stacheln und seine Basis ist etwas keilig, während das derbe kleine Sonnenblatt im Umriss fast ganzrandig und nur mit kurzen, aber derben Stacheln versehen, seine Basis abgestutzt und etwas gebuchtet ist (Fig. 15). Wir sehen bei

diesem Beispiel zugleich, wie die bei Qu. Suber besprochenen starken tertiären Nerven, die eine Annäherung an den brochidodromen Verlauf bedingen, durch Wasserüberfluss zur Bildung von neuen Emergenzen am Blattrand führen können, ein Uebergang zum fadenlappigen Blatt Nordamerikas.

Die japanische Qu. serrata Thbg., die ich in je einem Exemplar im bot. Garten in Brüssel und in Kew untersuchte, zeigt ausser kürzerem Blattstiel und schwächerer Consistenz auch im Schatten eher grössere Zähne, ähnlich wie Qu. chinensis Bunge und Qu. castaneaefolia C. A. Meyer in Kew.

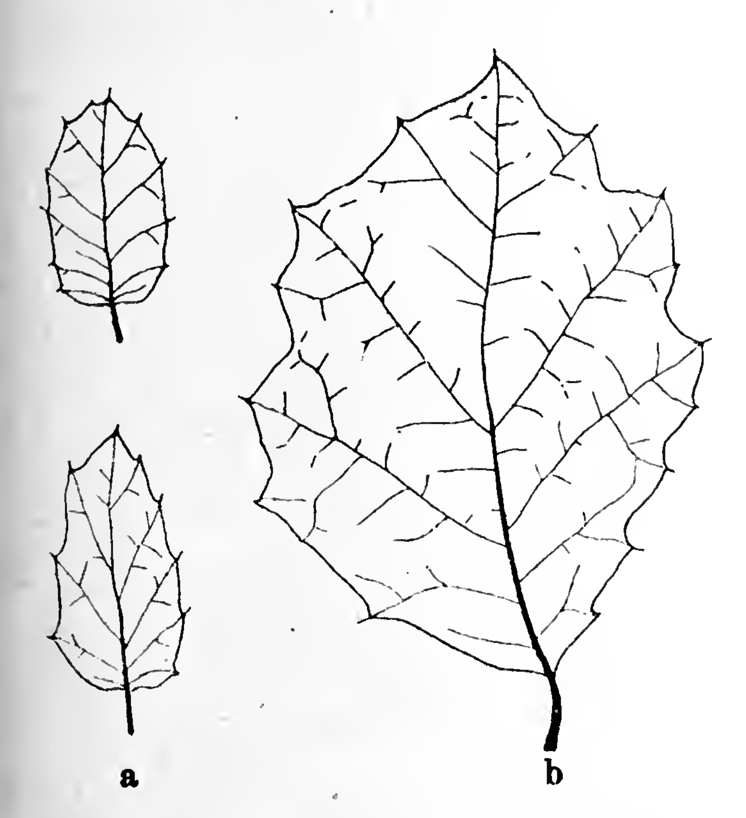


Fig. 15. Quercus agrifolia Née., Claremont (Calif.), gesammelt von W. R. Shaw. a Sonnenblätter, b Schattenblatt. $^1/_2$ nat. Gr.

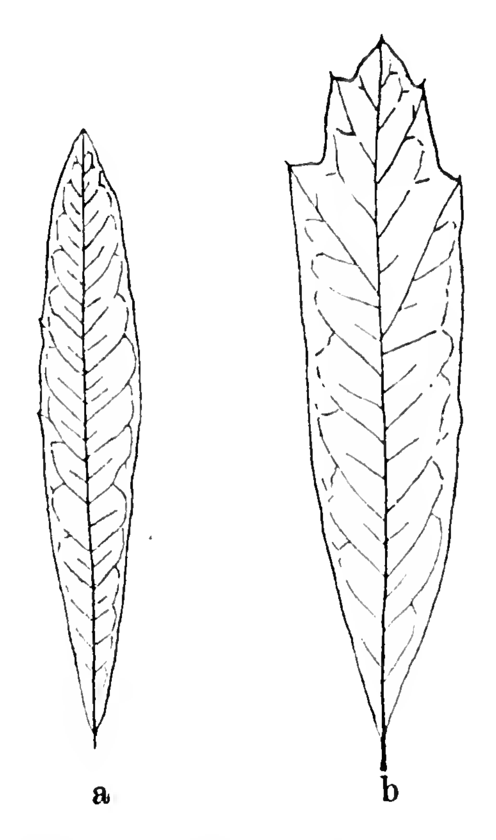


Fig. 16. Quercus Phellos L. bot. G. Kew. a Sonnenblatt, b Schattenblatt. $^1/_2$ nat. Gr.

Auch die amerikanischen ganzrandigen Arten wie Qu. Phellos L. scheinen im Schatten eher die Tendenz zu spitzer Lappenbildung zu zeigen, wie Fig. 16 lehrt.

Schliesslich bleiben uns zur Besprechung noch die eigentlich tropischen Arten übrig. So gering auch hier, abgesehen von der stets deutlichen schwächeren Consistenz und dunkleren Färbung im Schatten, die Unterschiede sein mögen, so lässt sich doch, wenigstens bei den die Randgebiete der Tropen bewohnenden Formen, wie Qu. phillyreoides A. Gray (Japan) und Qu. vibrayeana F. S. und bambusaefolia (Japan), auch bei Qu. Junghuhnii Miq. (Java) eine Tendenz zur stärkeren Zahnbildung bei abnehmender Beleuchtung resp. geringerer Transpiration erkennen (Fig. 17). Dem entspricht

auch bei den eigentlich tropischen Formen eine Tendenz zur Vergrösserung der sog. Träufelspitze.

Die anatomischen Verhältnisse stimmen bei allen besprochenen Fällen vollständig mit den Culturversuchen überein. Es sei hier daher nur das Verhalten von Qu. rubra als einer amerikanischen Art noch näher erörtert. Das Sonnenblatt zeigt beinahe cubische, aussen ziemlich verdickte obere Epidermiszellen, zwei Lagen dichten Palissadenparenchyms, vier Lagen rundlichen, ziemlich dichten Schwammparenchyms und kleinzellige untere Epidermis mit ca. 450 kleinen Spaltöffnungen

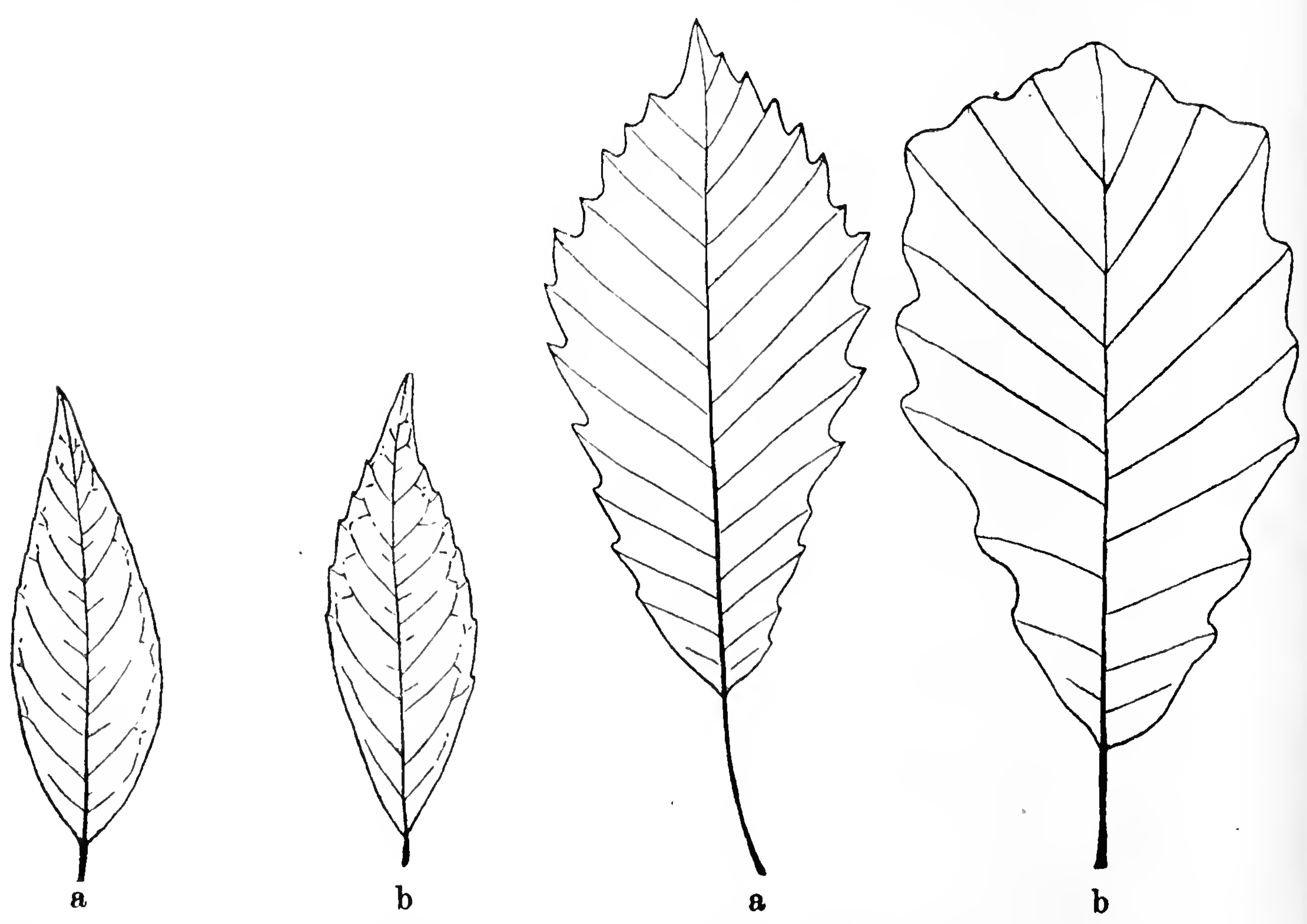


Fig. 17. Quercus bambusaefolia, bot. G. Kew. a Sonnenblatt, b Schattenblatt. $^1/_2$ nat. Gr.

Fig. 18. Quercus Mühlenbergii Engelm. (= Prinus L.), Herb. d. Univ. Zürich. a Dry ridges, Nashville (Tennessee), b Biltmore, N.-Carolina. $^1/_2$ nat. Gr.

(pro ca. 3 mm^2). Von Haaren finden sich oben 2—5 ziemlich grosse 4—6theilige, unten 6—10 2—6theilige Gebilde (pro ca. 3 mm^2). Das Schattenblatt hat tangential gestreckte schwach verdickte obere Epidermiszellen, nur eine deutliche Palissadenschicht neben den vier lockeren Schwammparenchymlagen, kleinzellige untere Epidermis mit 450 ziemlich grossen Stomata. Haare finden sich hier oben nur 0—2, unten 3—6, 2—6theilige. Die Nerven zeigen schwächere Verzweigung und geringere Ausbildung des Geleitgewebes.

Anschliessend hieran sollen noch kurz die drei einzigen, mir zu Gesicht gekommenen Fälle ähnlicher Art, die schon durch Sammler

Berücksichtigung gefunden haben und demgemäss mit genaueren Standortsangaben versehen sind, erwähnt werden. Zwei davon stammen aus dem Biltmore-Herbarium und fanden sich in der Sammlung der Züricher Universität.

Der eine Fall betrifft Qu. Mühlenbergii Engelm., wovon das eine, mit jederseits 12—14 spitzen Lappen und 18—27 mm langem Stiel versehene Exemplar den Standort: Dry ridges, Nashville, Tennessee trägt, während das andere mit jederseits nur acht seichten stumpfen Ausbuchtungen und 12—24 mm langem Stiel Biltmore in Nord-Carolina als Standort angegeben hat (Fig. 18). Der zweite Fall betrifft Qu. Michanxii Nutt. Ein Blatt von Hallow Rock, Caroll County in Tennessee, trägt 13 spitze, etwas vorgezogene Lappen und 25—30 mm langen Stiel; das andere mit der Bezeichnung „Swamps, Bladen County, Nord-Carolina" ebensoviel, aber nur ganz seichte rundliche Ausbuchtungen und 10—15 mm langen Stiel. Endlich finden sich in Kew bei Qu. alba L. zwei Blätter, „ex herb. Mchx.", von denen das eine, tief gebuchtete, die Bemerkung „prise sur un grand arbre" trägt, während das andere, schwach gebuchtete, als „feuille, prise sur un jeune arbre ou sur les branches inférieures d'un grand arbre" (also im Schatten) bezeichnet wird. Also auch hier dieselbe Veränderlichkeit.

Wo sonst in Herbarien zwei oder mehrere Blattformen einer Art gesammelt sind, wie z. B. in Kew sieben Formen von Qu. aquatica Catesby, da fehlt stets jede Angabe, ob die Blätter auf demselben Individuum, oder unter welchen näheren Bedingungen überhaupt sie gewachsen sind; oft ist nicht einmal die vorherrschende Form als solche bezeichnet. Natürlich müssen alle diese Fälle für unsere Untersuchung ausser Betracht fallen, so interessante Aufschlüsse sie hätten bieten können, wenn irgend welche Angaben vorhanden gewesen wären.

III. Standortsunterschiede.

Ich wende mich nun der Frage zu, inwiefern dieselben Arten unter den verschiedenen Klimaten ihres natürlichen oder künstlich erweiterten Verbreitungsgebietes von einander abweichen. Naturgemäss wird nun allerdings hier, wo wir sozusagen ganz auf Herbar- oder anderweitig gesammeltes Material angewiesen sind, die Lösung der Frage in dem Maasse schwieriger, als wir nicht die Garantie haben, dass nicht Unterschiede des engeren Standortes die des weiteren verkleinern oder ganz verwischen. Nachdem wir den grossen Spiel-

raum derartiger Veränderungen an Sonnen- und Schattenblättern kennen gelernt haben, dürfen wir uns daher nicht verwundern, wenn unsere Ableitungen hier manchmal unliebsame Unterbrechungen erfahren.

Zur Illustrirung meiner Untersuchungsmethode setze ich zunächst für einen Fall eine Tabelle hin, wie ich sie mir für die verschiedenen Arten auf Grund der Untersuchung zahlreicher Exemplare aus verschiedenen Gegenden zusammengestellt habe.

Quercus pubescens Willd.

Standort	Blattform	Tiefe d. Buchten in $^1/_{12}$ der halben Spreite	Consistenz	Blattstiel mm	Blattgrösse mm	Anatomie	Haare oben	Haare unten	Spaltöffnungen pro 3 mm^2	Nervatur und Anzahl der Secund. n.
Visperthal (Wallis)	spitz, sehr kurzlappig, 3—5 einf. L.	3	II—III	2—4	36×55	—	—	—	—	crasp. 5
Côte d'or	spitz, sehr kurzlappig, 6 einf. L.	3	II—VI	10—12	30—55 × 50—80	E_2	1—3 s. klein	8—10 4theil.	330	crasp. 6
Basel	spitz, eher kurzlappig, 6—7 einf. bis 2f. L.	3	IV	2—5	35×70	E_2	0	0—5 mittelgr. 1—6theil.	240	crasp. 6
St. doup b. Montpellier	spitz eher kurzlappig, 5 einf. bis 4sp. L.	$3^1/_2$	IV	6—14	50×87	F_2	0	5—8 gross 2—6theil.	290	crasp. 6
Südtyrol	spitz, eher kurzlappig, 6 einf. L.	4	IV	3—7	38×72	E_2	0	2—10 klein einf.	210	crasp. 6
Prag	stumpf, kurzlappig, 5—6 einf. L.	4	IV	15—17	36×64	E_2	0	10 zieml. klein, 1—6theil.	230	crasp. 6
Lägern	stumpf, zieml. kurzl., 5—6 einf. L.	5	IV	12	50×80	—	—	—	—	crasp. 6
Berlin, cult.	stumpf, zieml. kurzl., 7 schw. dopp. L.	4	II	2—3	43×100	E_2	0	0	180	crasp. 6
Monte Generoso	spitz, zieml. langlapp., 7 L.; 1—3spitzig	$6^1/_2$	IV	3—6	20—50 × 35—80	F_2	0	10 gross 4—8theil.	300	crasp. 7
Catteiro	spitz, langlappig, 8 L.; 1—5spitzig	$9^1/_2$	III	0	40—70 × 70—110	F_2	8 mittelgr. 2—4theil.	10 gross 2—4theil.	300	crasp. 8
Bozen	spitz, langlappig, 5—6 L.; 1—3spitzig.	$9^1/_2$	—	12	38×64	—	—	—	—	crasp. 7

Erklärung: Consistenz II—III dünn bis schwach derb, II dünn, IV derb; Anatomie E_2 Palissaden- und Schwammparenchym gleich entwickelt, kleine Epidermiszellen; F_2 ziemlich mächtigeres Palissadenparenchym, kleine Epidermiszellen.

An Quercus pubescens finden wir also nur bei den Exemplaren von Berlin, Prag und Lägern bei Zürich, also den nördlichsten Standorten, stumpfe Lappen. Die Tiefe der Einbuchtung freilich ist etwas schwankend, die geringste treffen wir bei Basel (nicht von Istein) und der Côte d'or, die höchste bei Catteiro (Spanien) und Bozen; hier und am St. Loup und Monte Generoso auch die mehrtheilige Buchtung (Fig. 19). Die Consistenz ist im Ganzen an den südlichen Standorten derber, freilich mit merkwürdiger Ausnahme von Catteiro; der Blattstiel im Ganzen länger, aber wieder mit der gleichen auffallenden Ausnahme; in der Anatomie wird das Palissadengewebe stärker entwickelt, Behaarung und Spaltöffnungen sind sehr wechselnd. Die Nervatur ist stets craspedodrom, zeigt aber an warmen Standorten zahlreichere Secundärnerven. Ich kann mir die auffallenden Abweichungen beim Blatte von Catteiro nur so erklären, dass wir es hier mit einem zufällig gerade an besonders feuchter Stelle gewachsenen Exemplar zu thun haben.

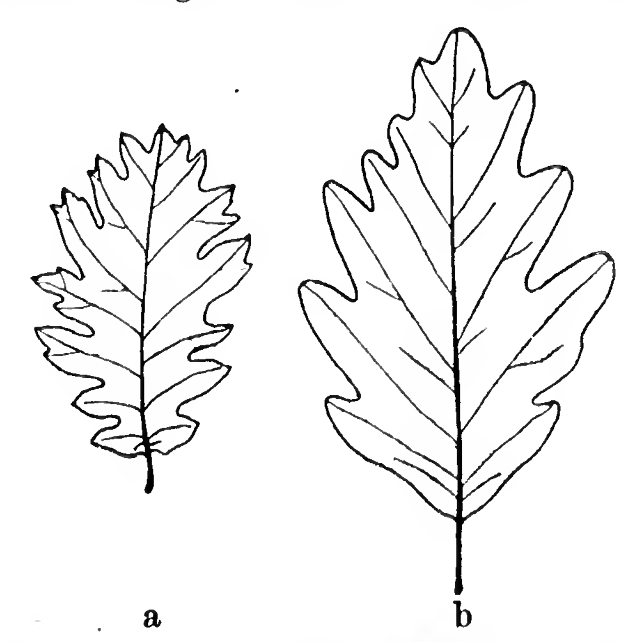


Fig. 19. Quercus pubescens Willd., Herb. d. Univ. Zürich. a Mte. Generoso, b Lägern b. Baden (Schweiz). 1/2 nat. Gr.

Von Quercus sessiflora Sm. verglich ich Exemplare aus Zürich, Basel, Wadt, Montpellier und Hyères; von Quercus Farnetto Ten. solche aus Kew, Berlin (cult.), Apulien und Bannat; von Quercus Toza Bosc. solche aus Kew, Berlin (cult.), Bordeaux, Sarthe, Pyren. orient., und Teruel (Span.); Quercus Cerris L. untersuchte ich in Blättern von Berlin (cult.), Tübingen (cult.), Besançon, Kutjavin (Ungarn), Monte Generoso, Rogatica, Fiume und vom Olymp., und Quercus Mirbecki Dur. in solchen von Algier und Pallanza (cult.).

Quercus alba L. verglich ich in Exemplaren von Peoria (Ill.) N.-Carolina und St. Louis; Quercus Prinus L. von Berlin (cult.) New-York und N.-Carolina.

Was sich bei diesen gelappten Eichen sowohl der alten als der neuen Welt am regelmässigsten constatiren lässt, ist, dass in trockeneren Gegenden die Form der Lappen mehr zugespitzt erscheint, an feuchten dagegen abgerundet. Auch die Zunahme der Tiefe der Einbuchtungen lässt sich bei den meisten Formen schon am Herbarmaterial nachweisen. Ein typisches Beispiel aus dem Kew. herb. ist in Abbildung

beigefügt: zwei Exemplare von Qu. pedunculata aus den Grenzgebieten der Verbreitung dieser Art (Fig. 20, 21). Die breitere Form der Blätter und der längere Blattstiel kehrt hier ebenfalls meist wieder, während die Consistenz der Blattsubstanz scheinbar stark variirt. Es kommt dies jedoch wohl nicht zum wenigsten daher, dass wir eben kein geeignetes sicheres Maass für diese Erscheinung haben und sie auch von der Art der Conservirung abhängig ist. Mit grosser Regelmässigkeit wieder ist die stärkere Ausbildung der Palissadenzellen in den die Transpiration begünstigenden Gegenden, bei einigen Arten auch eine Erweiterung der oberen Epidermiszellen, zu erkennen. Die Dichtigkeit der Behaarung scheint noch unbekannten Bedingungen mit unterworfen zu sein, wenigstens lässt sich nur bei Qu. pubescens eine etwelche Steigerung derselben nach Süden beobachten. Häufiger tritt die Erscheinung auf, dass die einzelnen Haarsterne aus zahlreicheren Gliedern

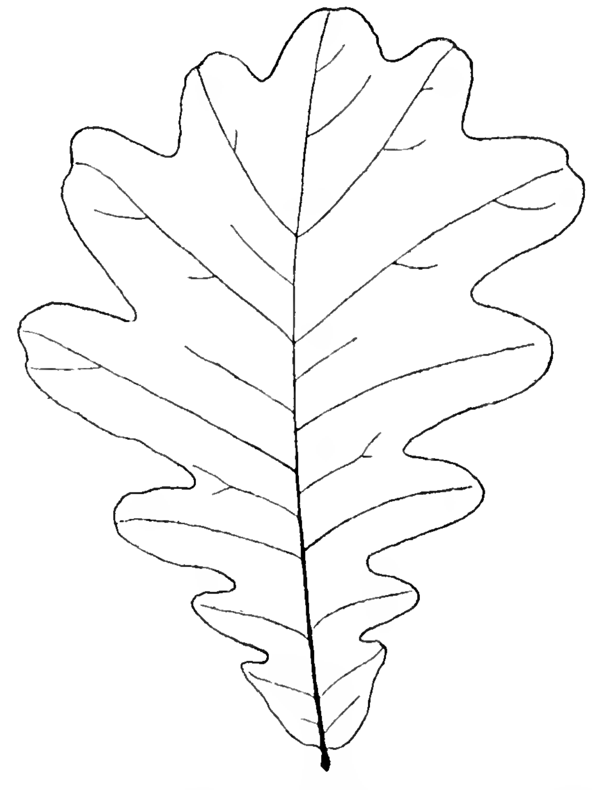


Fig. 20. Quercus pedunculata Ehrh., Lithauen (Herb. Kew). $^1/_2$ nat. Gr.

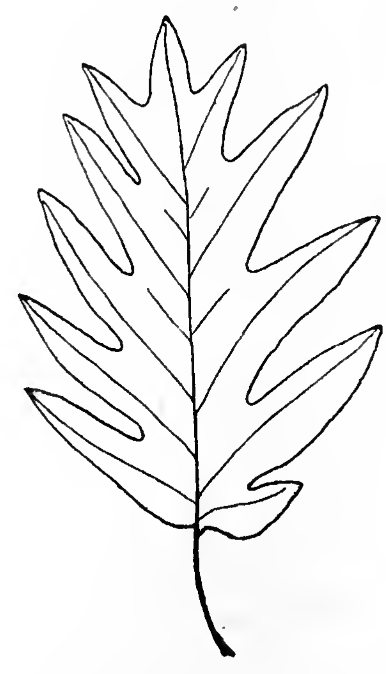


Fig. 21. Quercus pedunculata Ehrh. v. petiolaris A. DC., Nimrod Dagh, Wansee (Herb. Kew). $^1/_2$ nat. Gr.

bestehen. Auch hier ist allerdings zu bedenken, dass der verschiedene Erhaltungszustand des Herbarmaterials eine genaue Vergleichung in dieser Hinsicht eigentlich nicht erlaubt, da die Haare leicht abgestreift werden. Dazu kommt noch, dass auch im lebenden Zustand verschieden alte Blätter in der Behaarung von einander bedeutend abweichen. Die Anzahl der Stomata wechselt scheinbar ohne Regel und wird offenbar nur zum Theil durch geringere Grösse dieser Organe bei Blättern wärmerer Gegenden zu Gunsten des Transpirationsschutzes compensirt. Die Nervatur bleibt stets craspedodrom, zeigt jedoch mit

grosser Regelmässigkeit in Gegenden stärkerer Verdunstung ein dichteres Netz der feinsten Verzweigungen und meist auch eine erhöhte Zahl der Secundäräste.

Quercus rubra L. verglich ich in Exemplaren von Kew (cult.), Berlin (cult.), Basel (cult.) und N.-Carolina, Qu. coccinea Wangenh. von Berlin (cult.), Peoria (Ill.), N.-Carolina und St. Louis, Qu. palustris Dur. von Berlin (cult.) und Tennessee und Qu. nigra L. von Berlin (cult.) und St. Louis.

Diese fadenlappigen amerikanischen Arten verhalten sich den eigentlich gelappten Formen analog. Mit gesteigerter Transpirationsmöglichkeit tritt ein breiteres, derberes Blatt auf mit zwar nicht stets längeren, aber immer spitzeren Lappen, der Blattstiel wird auffallend grösser. Ueber Haare und Spaltöffnungen lässt sich auch hier nichts Bestimmtes angeben (Fig. 10, 11, 12).

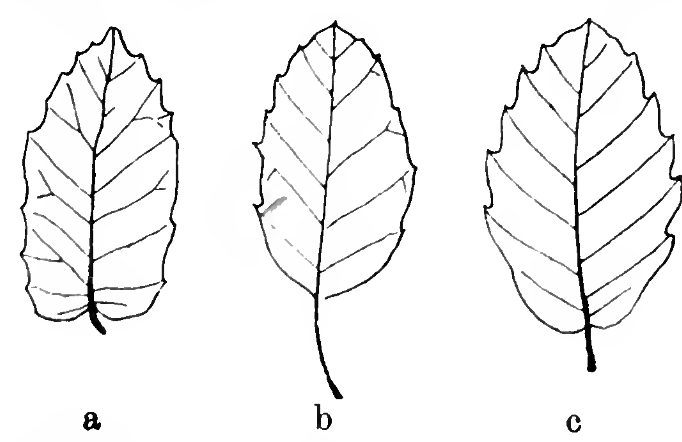


Fig. 22. Quercus Suber L. a Porquerollos (Herb. Basel), b) Sobreiro (Herb. Basel), c Pallanza (Frat. Rovelli). $^1/_2$ nat. Gr.

Quercus lusitanica Webb. wurde in zahlreichen Exemplaren von Coimbra, Valacloche (Span.), Montpellier, Dardanellen, Cypern, Libanon, Damaskus, Bulgar-Dagh, Tolos Dagh, Prov. Musch, und Kurdistan verglichen. Hiebei zeigen die Blätter aus Syrien und Cypern die geringste, diejenigen aus Montpellier, den Dardanellen und der Prov. Musch die grösste Lappung des Randes, was den bisherigen, von den eigentlich gelappten Formen abweichenden, Beobachtungen entspricht. Ebenso deutlich ist in Syrien eine Vermehrung der Secundärnerven (12—15 gegenüber 6—8 in feuchteren Gebieten), verbunden mit einer Annäherung an brochidodrome Verzweigung. Eigenthümlich ist, dass die drei Formen des westlichen Mittelmeergebietes sich von allen östlichen durch eine unterseits ziemlich starke Behaarung auszeichnen, obschon ja das Klima der östlichen Gebiete ein excessiveres ist. Es zeigt dies wieder, dass Haarbildung offenbar noch ganz anderen Factoren unterworfen sein muss.

Quercus Ilex L. wurde in Blättern von Orbe und Ouchy (Schweiz) (cult.), Bastia, Karpathos, Olymp, Montpellier und Madeira, Quercus Suber L. von Pallanza (cult.), S.-Istrien, St. Martin b. Montpellier, Montagnes des Maures, Porquerolles, Sobreiro und Bastia und Quercus coccifera L. und calliprinos Webb. aus Les Angles (Gard.), Montpellier, Nizza, Naxos, Libanon und Cilicien untersucht.

Diese stachelspitzigen Formen zeigen im feuchtgemässigten Klima die Tendenz, entweder ihre Stacheln ganz zu unterdrücken und zu kurzer Lappenbildung überzugehen (Ilex) oder aber den Blattrand wenigstens stärker zu schweifen (Suber) (Fig. 22) und an Stelle der starren Spitzen weichere längere Gebilde zu setzen (coccifera). Die beigefügten Abbildungen zeigen auch deutlich die stärkere Entwickelung der tertiären Nerven im eigentlichen Mediterranklima.

Auch die schwach gezähnten Formen Japans und Chinas, wie Quercus serrata Thbg. und chinensis Bunge, zeigen in Nordeuropa (bot. Garten von Berlin, Kew und Brüssel) grössere Zähne und kürzeren Blattstiel (Fig. 23), während ein Exemplar von Qu. sclerophylla Lindl. in Pallanza dem Herbarmaterial aus China gegenüber nur schwache Abänderungen zeigt.

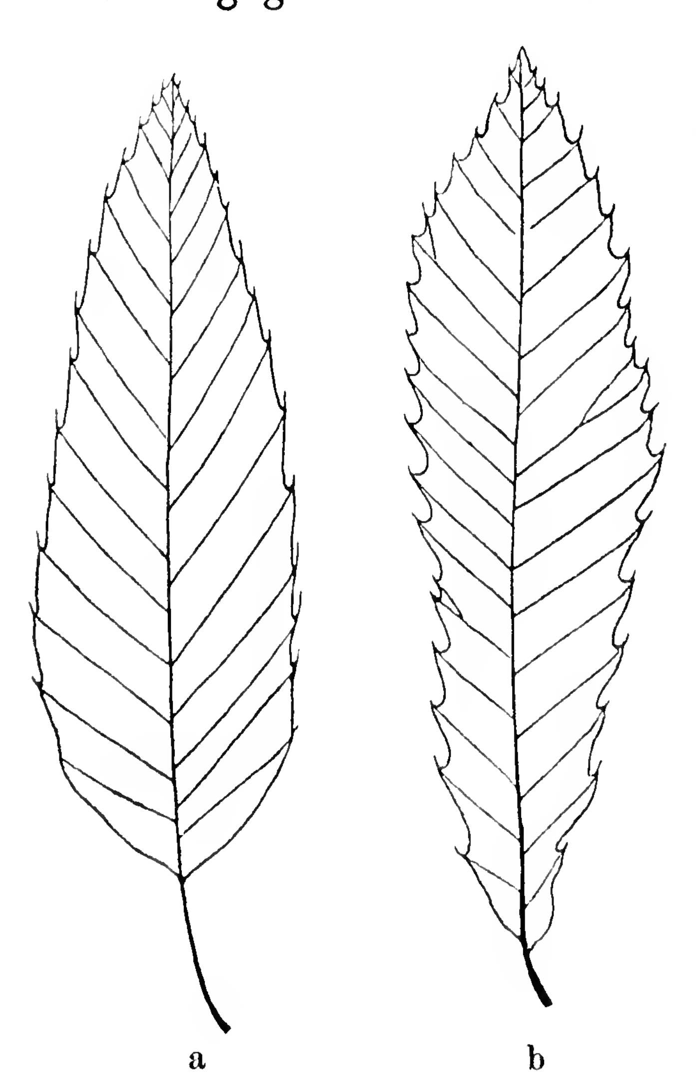


Fig. 23. Quercus serrata Thbg. a Kiushiu, Japan (Herb. d. Univ. Zürich), b Berlin, bot. G. $^1/_2$ nat. Gr.

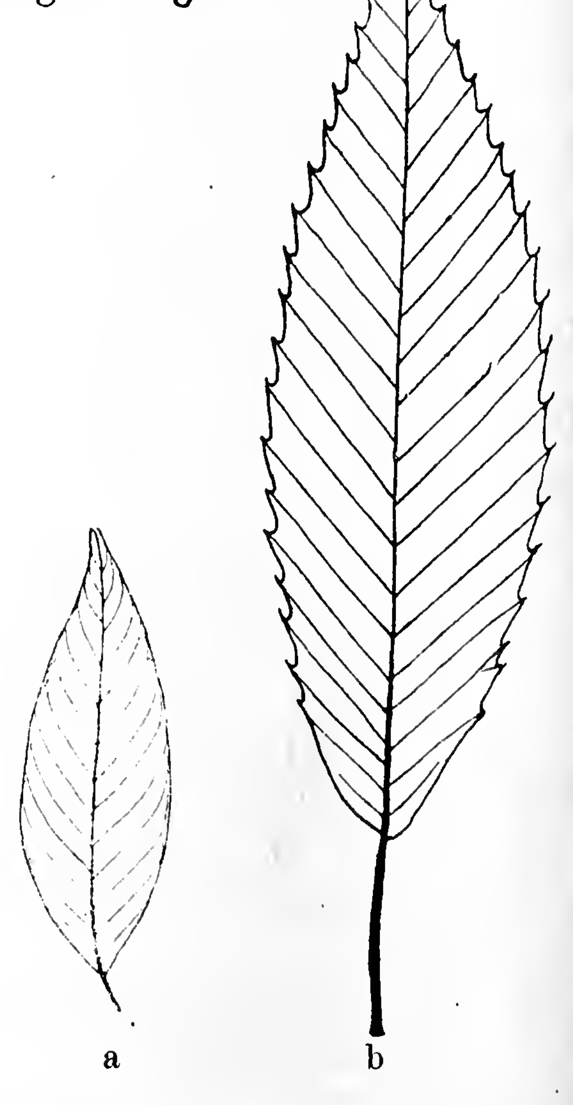


Fig. 24. Quercus lineata Bl. a Java, n. Ettingshausen (Kew herb.), b v. Lobbii, China, Prov. Szechwan (Herb. Kew). $^1/_2$ nat. Gr.

Ganzrandige oder vorwiegend ganzrandige amerikanische Eichen wie Qu. Phellos L. und Qu. heterophylla Mchx. zeigen in den Gärten von Berlin und Kew grössere Tendenz zur Lappenbildung als an ihren natürlichen wärmeren Standorten.

Um Veränderungen an tropischen Formen zu constatiren, lag mir zu wenig sicher bestimmtes und mit Angaben versehenes Material vor. In den Abbildungen setze ich nur von Qu. lineata Bl. eine normale ganzrandige javanische und eine nördliche, durch Zähne ausgezeichnete Varietät aus China zur Vergleichung hin (Fig. 24).

IV. Vergleichung der Arten.

Ich will nunmehr versuchen, an Hand statistischer Tabellen, die ich aus meinem, mit Ausschluss der Standortsvarietäten, 369 Nummern (Arten und Varietäten) zählenden Katalog angefertigt habe, die Beziehungen zwischen Klima und Blatt für die verschiedenen Arten klarzulegen. Von jeder mir zu Handen kommenden Species verfertigte ich Zeichnungen der typischen Blattform, notirte Angaben über Consistenz, Blattstiel, Grösse, Behaarung und Nervatur und stellte mir von den meisten auch anatomische Schnitte und Zeichnungen her, um möglichst objectiv vergleichen zu können.

Ich werde zunächst die verschiedenen Angaben einzeln betrachten, um nachher ein möglichst fassbares Bild von den typischen Merkmalen für die Eichen der verschiedenen Gebiete entwerfen zu können.

Ich habe hauptsächlich nach den von Grisebach[1]) unterschiedenen Florenreichen das ganze Gebiet in 12 Bezirke folgendermaassen eingetheilt:

Ia. Das sibirisch-mongolische Waldgebiet im kalt-gemässigten Gürtel.

Ib. Das europäische Waldgebiet mit gemässigtem Klima.

Iaα. Das nördliche ostamerikanische Gebiet bis N.-Corolina mit gemässigtem Klima.

Iaβ. Das südliche ostamerikanische Gebiet mit warmgemässigtem Klima.

IIb. Das westliche, hauptsächlich californische Gebiet mit trockenem Sommer.

III. Das chinesisch-japanische Gebiet mit mild gemässigtem, ziemlich feuchtem Klima.

IV. Das Gebiet des westlichen Himalaya mit warmem trockenem Klima.

V. Das anatolische Gebiet (Cilicien, Syrien, Persien, Afghanistan und Abchasien) mit trockenem Sommer.

VI. Das mediterrane Gebiet mit heissem Sommer.

VII. Das centralamerikanische Gebiet mit heissem, theilweise feuchtem Klima.

1) A. Grisebach, Die Vegetation der Erde. Leipzig 1872.

VIII. Das indische Monsungebiet des Festlandes mit feuchtem heissem Klima.

IX. Das ostindische Inselgebiet mit sehr feuchtem heissem Klima.

1. Blattform.

Wohngebiet	Ganzrandig rundlich	Ellipt. ohne Träufelspitze	Elliptisch mit Träufelspitze	Lanzettlich	Tendenz zu Zähnen	Zähne	Tendenz zu Stachelspitz.	Stachelspitz.	Tendenz zu Fadenlappen	Fadenlappen	Tendenz zu Lappen	Lappen kurz, spitz	Lappen kurz, rund	Lappen lang, spitz	Lappen lang, rund
Ia . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Ib . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	5	5	1
IIaα .	—	—	—	1	—	—	—	—	3	10	—	1	—	1	2
IIaβ .	—	1	—	4	—	—	—	—	5	5	6	1	5	—	2
IIb . .	—	1	—	—	—	2	3	2	—	6	1	—	4	1	—
III . .	—	—	6	4	7	14	—	—	1	1	1	—	—	—	—
IV . .	—	—	1	—	1	4	—	2	—	—	—	—	—	—	—
V . . .	1	—	—	—	—	4	3	7	—	—	4	14	1	6	—
VI . .	—	—	—	—	1	4	3	12	—	—	2	12	2	4	1
VII . .	1	10	1	14	1	5	3	1	3	7	5	6	3	—	—
VIII .	1	2	29	1	2	11	—	—	—	—	—	—	—	—	—
IX . .	1	1	38	—	2	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Summa 350

Die Sectio Lepidobalanus Endl., bei uns in kühleren gemässigten Gegenden allein durch die gelappte Form vertreten, zeigt sich in allen Theilen ihres Wohngebietes mit Ausnahme des ostasiatischen und centralamerikanischen auch in dieser Gestalt. Während jedoch bei uns und im gemässigten Amerika die tiefer gelappte Gestalt häufiger ist, herrschen im Mittelmeergebiet und dem ähnlichen, noch excessiveren westasiatischen Klima kurz gelappte neben äusserst lang gelappten Formen vor. In Amerika kommen, von S. nach N. in Ausbildung und Anzahl zunehmend, die sog. fadenlappigen Blätter dazu. Andeutungen dieser Formen treffen wir in Centralamerika, Californien und den übrigen südlichen Staaten häufig, so namentlich bei Qu. Phellos L., imbricaria Mchx., virens Ait. und Wislizeni A. DC. (Fig. 25), auch bei Qu. crassifolia H. et B. u. a. häufig. Wie wir zum Theil gesehen, zeigen diese Formen auch bei Cultur in feuchteren Gegenden Tendenz zu solchen Bildungen. Endlich treffen wir im Mittelmeergebiet und Californien, vereinzelt auch in klimatisch ähnlichen Gegenden Asiens (Qu. dilatata Lindl. und semecarpifolia Sm.) stachelspitzige, in

China und Japan und vereinzelten anderen Gebieten Mittelasiens gezähnte und in Centralamerika ganzrandige Blätter an.

Zur Erklärung aller dieser Formen müssten wir offenbar, auch wenn wir nichts von fossilen Eichenblättern wüssten, vom ganzrandigen Typus ausgehen und nach der aus unseren Beobachtungen gewonnenen Erfahrung, dass mit Zunahme der Wärme die Nervatur eine kräftigere wird, annehmen, dass zu Ende einer früheren, offenbar gleichmässig feuchteren Epoche überall, jedoch nicht unter allen Breiten auf gleiche Weise, durch Anpassung an die Transpirationsbedingungen die Idealform erreicht war. Unter höheren Breiten genügte es, um den Blattrand ganz zu erhalten, wenn 6—8 Secundärnerven mit schwachen tertiären Verbindungen die Spreite jederseits mit Wasser versorgten (Vorstufe der craspedodromen Nervation). Im wärmeren Klima der heutigen Mittelmeerländer und ähnlicher Gebiete war eine etwas stärkere Randnervatur, wie ich sie bei Quercus Suber beschrieb, erforderlich (Annäherung an den brochidodromen Typus). In heissen trockenen

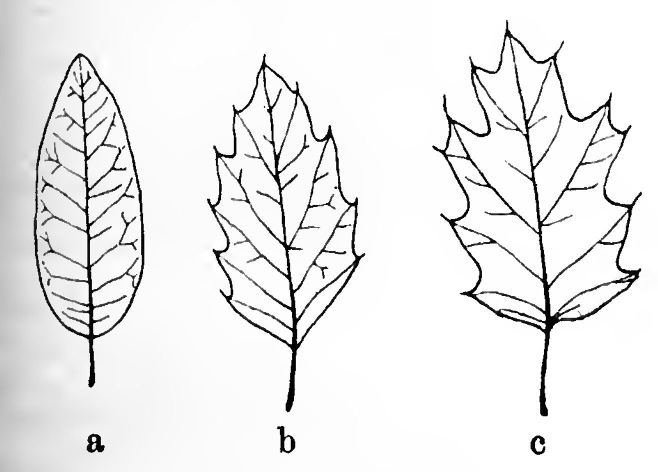


Fig. 25. Quercus Wislizeni A. DC. a und b nach v. Ettinghausen, Calif., ohne nähere Bez., c Californien, Mendocino Co. (Herb. Kew). $^1/_2$ nat. Gr.

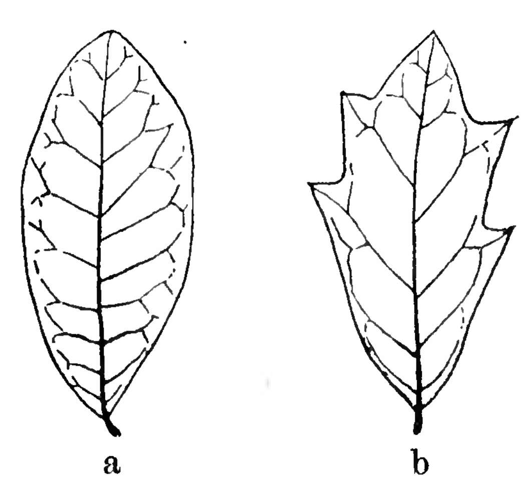


Fig. 26. Quercus virens Ait. a Sandy soil near the coast, Weightsville, N.-Carol., b Dry pine barrens near Jacksonville, Florida (Herb. d. Univ. Zürich). $^1/_2$ nat. Gr.

Gegenden konnte einzig die vollkommen brochidodrome Nervation diesen Zweck erreichen, während in heiss-feuchten Gebieten der camptodrome Verlauf genügte. Infolge später abnehmender Temperatur oder zunehmender Feuchtigkeit erzeugten in den Mittelmeerländern die starken Secundärnerven, ihrer grossen Zahl entsprechend, zahlreiche, aber kurze Lappen (die daher heute noch an feuchteren oder kühleren Stellen besonders stark auftreten): Lusitanica-Form (Fig. 13). Nach erneuter Zunahme der Wärme oder Rückgang der Niederschläge erhielten sich diese Formen nur an gewissen Stellen, während sie an anderen, excessiveren durch Hemmung in ihrer vollen Ausbildung zur stachelspitzigen Ilex-Form wurden (Fig. 14). (An

trocken-kühlen Orten sehen wir daher Qu. Ilex wieder ganzrandig, an feucht-kühlen durch Auswachsen der Spitzen lusitanica-artig werden.) Im Norden vermochte der ganze Rand bei einem Spärlicherwerden der Niederschläge resp. einer Zunahme der Wärme der Steigerung der Trockenheit nicht Stand zu halten; durch Hemmungsbildung entstand daher die Robur-Form (Fig. 7, 8), die, je weiter sich das schwachnervirte Stammblatt nach Süden gewagt hatte, nun um so tiefer gelappt wurde (Fig. 21). (Nur in feuchten Gegenden vermag sie sich heute wieder der Normalform zu nähern.) Während nun in Europa damit die Erklärung der Eichenformen erreicht wäre, kommt in Amerika als Eigenthümlichkeit noch das fadenlappige und das ganzrandige Blatt hinzu. Letzteres, offenbar seit langer Zeit an das trocken-heisse Klima angepasst, vermag auch heute noch vermöge seiner brochidodromen Nervation die ganzrandige Form aufrecht zu erhalten: Linguaefolia-Form (Fig. 16, 25—27). Zur Erklärung der Fadenlappen müssen wir dagegen auf die centralamerikanischen Eichen zurückgreifen, auf die wir schon durch die Art der Verbreitung dieser Form und durch das Verhalten mancher ganzrandiger Eichen bei gehemmter Transpiration gewiesen werden (vgl. Fig. 25 u. 26). Gleichsam durch Hypertrophie der im trocken-heissen Klima stark entwickelten secundären und tertiären Nervenäste entstanden hier bei einer Wanderung nach Norden jene eigenthümlichen spitzen Lappen und fadenartigen Nervenendigungen, wie wir sie typisch in der Rubra-Form vor uns sehen (Fig. 10—12). Hier darf gewiss angenommen werden, dass diese Wanderung irgendwie zusammenhängt mit dem Zurückweichen des Eises nach der Glacialzeit, wie umgekehrt bei der Ausbreitung der Robur- resp. deren Stammform in südlichere Gegenden an ein Vorsichhertreiben vor den wachsenden Gletschern gedacht werden kann. Da im Süden Europas das Centralamerika entsprechende Florengebiet fehlt, ist es begreiflich, dass hier die fadenlappige Form nicht vorhanden ist. Ebenso ist es verständlich, dass in Amerika allein in Californien, unter dem Schutze der hohen Gebirgskette, sich die craspedodrom-brochidodrome Form erhalten und zur Ilex-Form entwickeln konnte, ähnlich wie in Europa und vereinzelt in Asien jenseits des Gebirgswalles, während sie in dem flacheren Ostgebiete durch das Eis vernichtet oder verdrängt wurde.

Mehr unabhängig von Klimaschwankungen dürfte sich die in China und vereinzelt durch Asien bis zum Kaukasus verbreitete Serrata-Form (Fig. 23) mit zahlreichen craspedodrom-verlaufenden Nerven, die in ganzrandiger Gestalt einem feuchtwarmen Klima ent-

spricht, entwickelt haben, indem einfach durch eine Ausbreitung nach Norden infolge Auswachsens der Secundärnerven Zähne entstanden (die daher in feuchterer Umgebung stärker hervortreten). Ob die Aegilops-Form hier anzuschliessen ist, oder aber nicht besser von der Ilex-Form durch Uebergang in feuchtere Gebiete mit Auswachsen der Nervenspitzen abzuleiten ist, mag vorläufig dahingestellt bleiben.

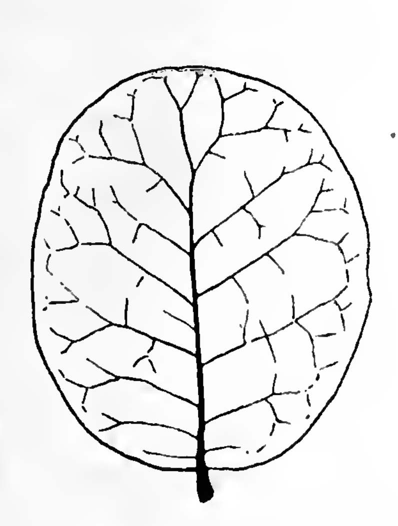


Fig. 27. Quercus costaricensis Liebm. Irazu 9000′, Costarica (Herb. Kew). $^1/_2$ nat. Gr.

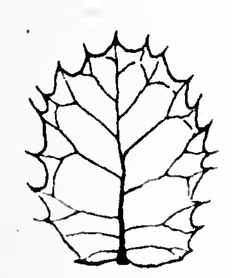


Fig. 28. Quercus spinosa A. David. China, Prov. Hupeh (Herb. Kew). $^1/_2$ nat. Gr.

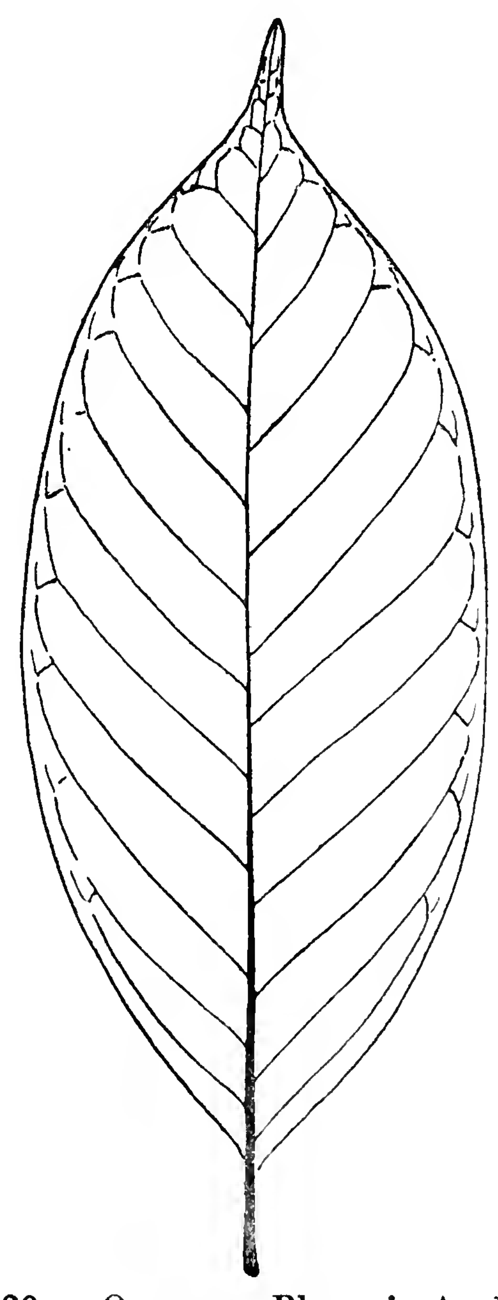


Fig. 29. Quercus Blancoi A. DC. Luzon (Herb. Kew). $^1/_2$ nat. Gr.

Ich habe mich bisher allein auf die so formenreiche Sectio Lepidobalanus beschränkt, da die nunmehr noch zu besprechenden übrigen Gruppen der Eichen (Pasania, Cyclobalanus, Chlamydobalanus und Lithocarpus) von den complicirten Veränderungen und Wanderungen dieser Abtheilung unberührt blieben und dementsprechend viel einfachere Verhältnisse aufwiesen. Ihre camptodrome Nervatur genügt unter fast allen Bedingungen der feucht-heissen Tropen vollkommen,

um die Idealform des Eichenblattes auch heute noch zu verwirklichen: Sundaica-Form (Fig. 29). Nur beim Uebergang in kühlere Gegenden zeigt der Blattrand die Tendenz, zu Zähnen auszuwachsen: Glauca-Form (Fig. 17) (die darum in besonders feuchter oder schattiger Umgebung noch deutlicher hervortreten), wie auch die sog. Träufelspitze eine Verlängerung zu erfahren scheint.

Wir sehen also, nur da, wo keine Wanderungen stattgefunden, wo die Arten an Ort und Stelle und allmählich sich an das entweder gleich bleibende oder gleichen Veränderungen unterworfene Klima angepasst haben, finden wir heute unter gleichen klimatischen Bedingungen gleiche Formen, also vor Allem in den klimatisch veränderten nördlichen Gebieten die Robur-Form, in den mittleren Gegenden die Ilex-Form und in den unverändert gebliebenen Gebieten der Tropen und Centralamerikas die ganzrandige Sundaica- und Linguaefolia-Form. Erst durch nachträgliche Wanderung ursprünglich an andere Klimate angepasster Eichen konnte jenes Nebeneinander von Rubra- und Robur-Formen in Amerika, von Ilex- und Robur-Formen im Mittelmeergebiet und von Serrata- und Ilex- oder Serrata- und Glauca-Formen in Asien entstehen. Wo geeignete Standorte vorhanden waren, konnte sich, wie im Mediterrangebiet die Lusitanica-Form, auch eine Zwischenstufe der Entwickelung erhalten.

Wo es sich nun bei diesen Veränderungen der ursprünglichen Idealform um Hemmungsbildungen handelt, wo um Auswachsungen, können wir recht deutlich schon an der Form der Lappen und Zähne sehen. Der Blattrand beschreibt in ersterem Fall stets an Buchten und Lappen convergirende Curven, während er in lezterem an den Lappen resp. Spitzen von beiden Seiten parabolisch, parallel laufend, in einer Spitze endet. Einzig die Lusitanica-Form scheint sich diesem Gesetz entziehen zu wollen; doch haben wir es hier jedenfalls mit einer schon wieder infolge langer Anpassung in Rückbildung begriffenen Modellirung zu thun.

Und nun, was soll aus dieser Formenmannigfaltigkeit werden? Wohl haben wir da und dort Andeutungen, die vermuthen lassen, dass durch geeignete Innervation die Normalform wieder erstrebt wird; aber wird sie thatsächlich wieder erreicht werden? Ich glaube, dass dies nur unter dem Einfluss eines äusserst lange constant bleibenden Klimas der Fall sein würde. Aber es ist auch nicht unmöglich, dass diese oder jene, durch mechanische Bedingungen erzeugte Form aus Nützlichkeitsgründen beibehalten werden könnte, wie ich dies schon oben ausführte.

2. Consistenz.

Wohngebiet	I	II	III	IV	V	VI
Ia	1	—	—	—	—	—
Ib	—	5	5	3	1	—
IIaα . . .	—	4	9	—	1	—
IIaβ . . .	—	4	9	16	7	2
IIb . . .	—	2	7	—	2	7
III	—	3	5	4	12	9
IV	—	—	—	—	1	6
V	1	1	11	9	3	4
VI	—	3	9	11	7	5
VII . . .	1	—	5	14	12	16
VIII . . .	—	—	3	4	10	29
IX	—	—	—	3	15	20

Summa 321

Erklärung:
I: sehr dünn;
II: dünn;
III: etwas derb;
IV: derb;
V: etwas lederig;
VI: lederig.

Wir sehen schon daraus, dass der anatomische Bau des Blattes sich viel rascher und gleichmässiger mit dem Klima in Uebereinstimmung zu setzen vermag als die Blattform: Ueberall in feuchteren Gegenden herrschen dünnblätterige Eichen vor, während zugleich mit dem Eintritt in wärmere oder trockenere Gebiete die Derbheit zunimmt, um in den Tropenländern ihr Maximum zu erreichen. Dementsprechend ist auch die Anzahl der immergrünen Blätter, wenigstens in der alten Welt, nach Süden hin stets grösser, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, dass wir die Lebensdauer der mexicanischen Eichenblätter zum grossen Theil noch nicht kennen, und daher kein endgiltiges Urtheil abgeben können. Es ist, wie schon oft betont wurde, und wie auch wieder hieraus zu entnehmen ist, vollkommen verkehrt, anzunehmen, dass die Tropenpflanzen des Transpirationsschutzes entbehren könnten. Insbesondere gilt dies nicht von den Bäumen, die, gleich nach den Gewittergüssen wieder den sengenden Strahlen der Sonne ausgesetzt, erst recht Gefahr laufen, durch Welkwerden ihrer Blätter Schaden zu nehmen.

3. Blattstiel.

Wohngebiet	1—5 mm	6—10 mm	11—15 mm	16—20 mm	21—25 mm	26—30 mm	31 u. mehr mm
Ia . .	1	—	—	—	—	—	—
Ib . .	5	4	4	1	—	—	—
IIaα . .	1	1	4	3	3	1	3
IIaβ . .	14	7	5	2	1	2	2
IIb . .	8	5	4	1	—	—	—
III . .	9	8	9	4	3	2	—
IV . .	3	2	2	—	—	—	1
V . . .	8	9	15	5	—	—	—
VI . .	11	23	8	1	—	—	—
VII . .	31	13	8	4	2	—	1
VIII . .	7	15	17	6	2	1	—
IX . .	11	19	13	1	2	1	1

Summa 360

Obschon wir bei unseren Versuchen und beim Vergleichen der Standortsvarietäten meistens zu dem Schlusse kamen, dass trockenere resp. wärmere Gebiete durch Blätter mit längeren Stielen ausgezeichnet seien, sehen wir hier dieses Gesetz nicht mehr gelten. Es dürfte dies wohl daher kommen, dass gewisse Nachtheile eines zu langen Blattstieles die Erhaltung eines solchen in wärmeren Gegenden (bes. VII und IIβ) unmöglich machen, weshalb fast überall nur ausnahmsweise das Maass von 1—15 mm überschritten wird.

4. Blattgrösse (Länge im Mittel).

Wohngebiet	1—25 mm	26—50 mm	51—100 mm	101—150 mm	151—200 mm	201 u. mehr mm
Ia	—	—	1	—	—	—
Ib	—	—	8	5	1	—
IIaα . . .	—	—	6	8	2	1
IIaβ . . .	—	7	15	9	2	—
IIb . . .	2	10	7	1	—	—
III	1	3	17	13	3	—
IV	—	1	4	2	1	1
V	4	6	22	5	1	—
VI	2	17	20	4	—	—
VII . . .	1	16	33	16	3	1
VIII . . .	—	—	16	22	6	4
IX	—	1	19	19	7	2

Summa 378

Demnach wäre die Reihenfolge der Gebiete nach der Blattgrösse: IIb, VI, V, (Ia), VII, IIaβ, III, Ib, (IV), IX, IIaα, VIII, also deutlich (mit Ausnahme der nur durch sehr wenige Arten respräsentirten Gegenden) eine Zunahme der Grösse mit der Feuchtigkeit zu constatiren. Dass hier die tropischen Arten an der Spitze stehen, ist aus der in jenen Gebieten herrschenden Wachsthumsintensität zu erklären, die genügende Bildungsstoffe verarbeiten kann, um auch einem grossen Blatt durch lederige Consistenz die genügende Widerstandsfähigkeit zu geben. Aus demselben Grunde steht das heissere und wenigstens theilweise feuchtere Centralamerika über den Mittelmeerländern und Californien.

5. Haare (auf der Blattunterseite).

Wohngebiet	0	Nur Drüsenhaare	Kleine 2—4thl.	Wenige 4—16thl.	Zahlr. 4—16thl.	Wenige grosse	Zahlr. grosse	Zerschlitzte
Ia . .	—	1	—	—	—	—	—	—
Ib . .	4	1	—	8	—	—	—	—
IIaα .	4	1	—	6	4	—	—	—
IIaβ .	11	2	—	7	6	—	—	—
IIb . .	5	1	—	4	3	—	—	—
III . .	14	2	4	—	3	—	1	2
IV . .	2	—	2	1	—	1	2	—
V . .	8	1	—	9	9	—	1	—
VI . .	5	4	—	13	13	—	—	—
VII . .	10	3	1	3	7	—	4	—
VIII .	10	—	9	2	4	—	—	1
IX . .	3	1	10	1	1	—	—	1

Summa 236

Wir können bei den Eichenblättern vier Arten von Haaren unterscheiden, von denen jedoch nur eine zahlreich in allen Gruppen und in allen Gebieten zu finden ist. Es sind dies mehrtheilig zusammengesetzte sternförmige Gebilde, die in grösserer oder geringerer Zahl hauptsächlich die allein mit Spaltöffnung versehene Unterseite der Blätter bedecken (Fig. 30*a* e, 30*b* g). Nur selten sind sie auch auf der Oberseite in grösserer Zahl vorhanden. Ein mit den klimatischen Unterschieden zusammenhängendes Gesetz ist hiebei nicht zu erkennen, da z. B. im Mittelmeergebiet an gleichen Standorten die unten mit dichtem Haarfilz versehenen Blätter der Korkeiche (Suber) und die vollständig haarlosen der Kermeseiche (coccifera) vorkommen. Einzig ist bei derselben Art, wie ich schon erwähnte, mit zunehmender

Transpirationsmöglichkeit oft eine Vermehrung der Gliederzahl zu constatiren. Die in der Tabelle als „grosse Haare“ aufgeführten Gebilde sind im Grunde genommen dieselben wie die eben besprochenen, mit dem einzigen Unterschied der Grösse; sie finden sich nur in den klimatisch einander nahe stehenden Gebieten VII, VI und IV. Ihre

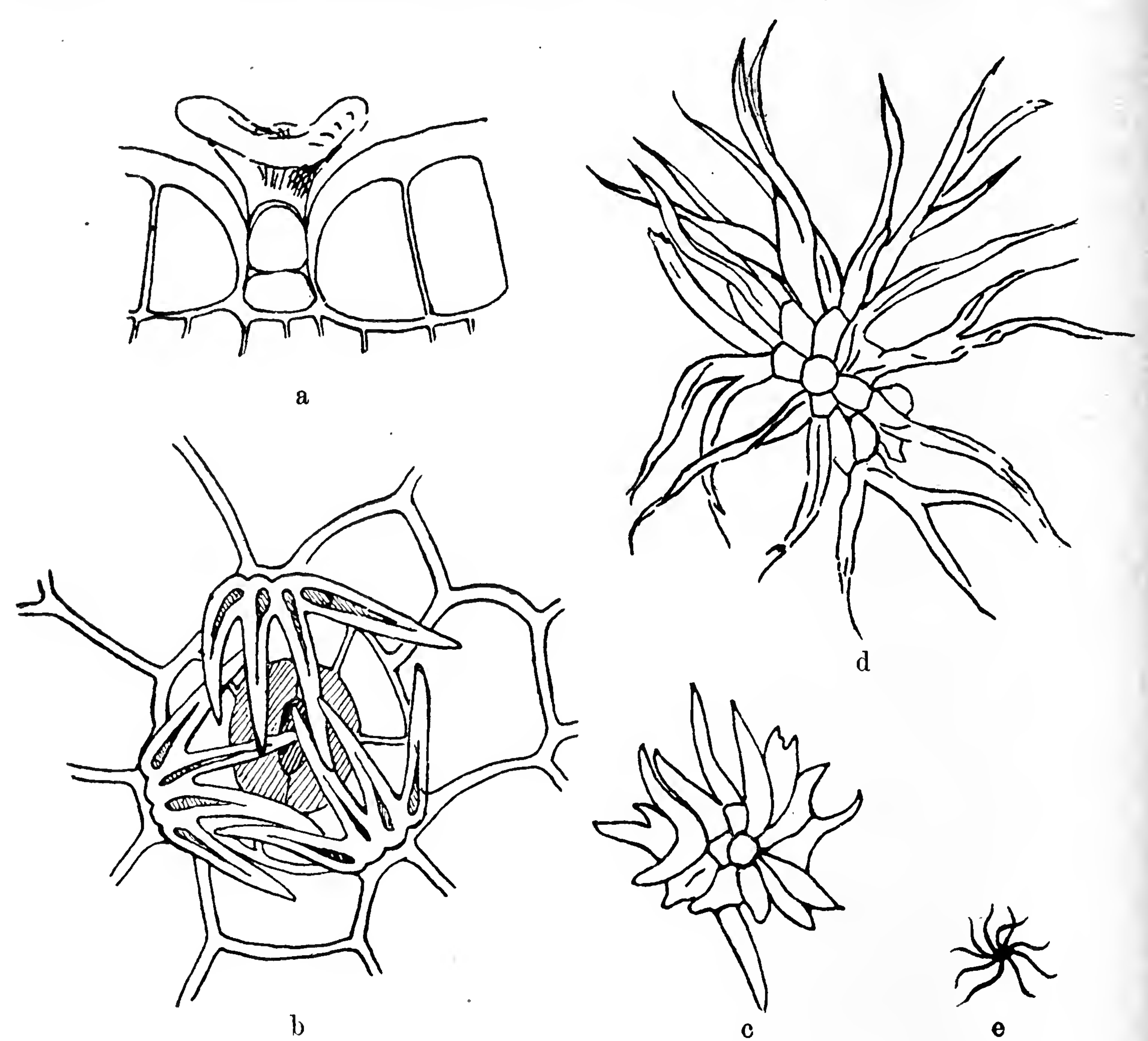


Fig. 30 *a*. a Quercus grandifrons King. Penang. Wassersecernirende Drüse der oberen Epidermis. Vergr. ca. 600. — b Spaltöffnung mit Schutzhaaren (kleine 2—4theilige bei Qu. sp. von Buitenzorg. Vergr. 600. — c Qu. Sieboldii, Java. Zerschlitztes Haar in unausgewachsenem — d in ausgewachsenem Zustand. Vergr. 300. — e Qu. Suber L., Gewächshaus Basel. Gewöhnliches Sternhaar von oben. Vergr. 50.

Glieder sind meist knäuelig zusammengebogen und bilden so einen dicht wolligen, oft eigenthümlich gelblich bis röthlich gefärbten Filz auf der Blattunterseite. (Z. B. Qu. hypoleuca Engelm., lanuginosa Don u. a.) Eine andere Art Haare, die ebenfalls überall, meist jedoch nur eine untergeordnete Rolle spielt, sind köpfchentragende Drüsenhaare. Allein auf die Bewohner des tropischen und subtropischen

Asiens beschränkt sind mikroskopisch kleine zwei- bis viertheilige Haare, die entweder ebenfalls in dichter Stellung die Blattunterseite bekleiden (Fig. 30 *b* h) oder aber allein auf die Nähe der Spaltöffnungen beschränkt sind und hier, meist in der Zahl von 3—5 über jedem Stoma zusammenneigend, einen äusserst interessanten und eigenartigen Schutzapparat bilden. Indem die kurzen Theilhaare dieser Gebilde gegenseitig in einander greifen, gleichen sie ganz kleinen gefalteten Händchen (Fig. 30*a* b u. 30*b* f). Besonders schön ist dies bei Quercus Henryi Seemen und leucocarpa H. f. et Th. zu beobachten. Eine weitere eigenthümliche Art der Haarbildung zeigen einige japanische und auch

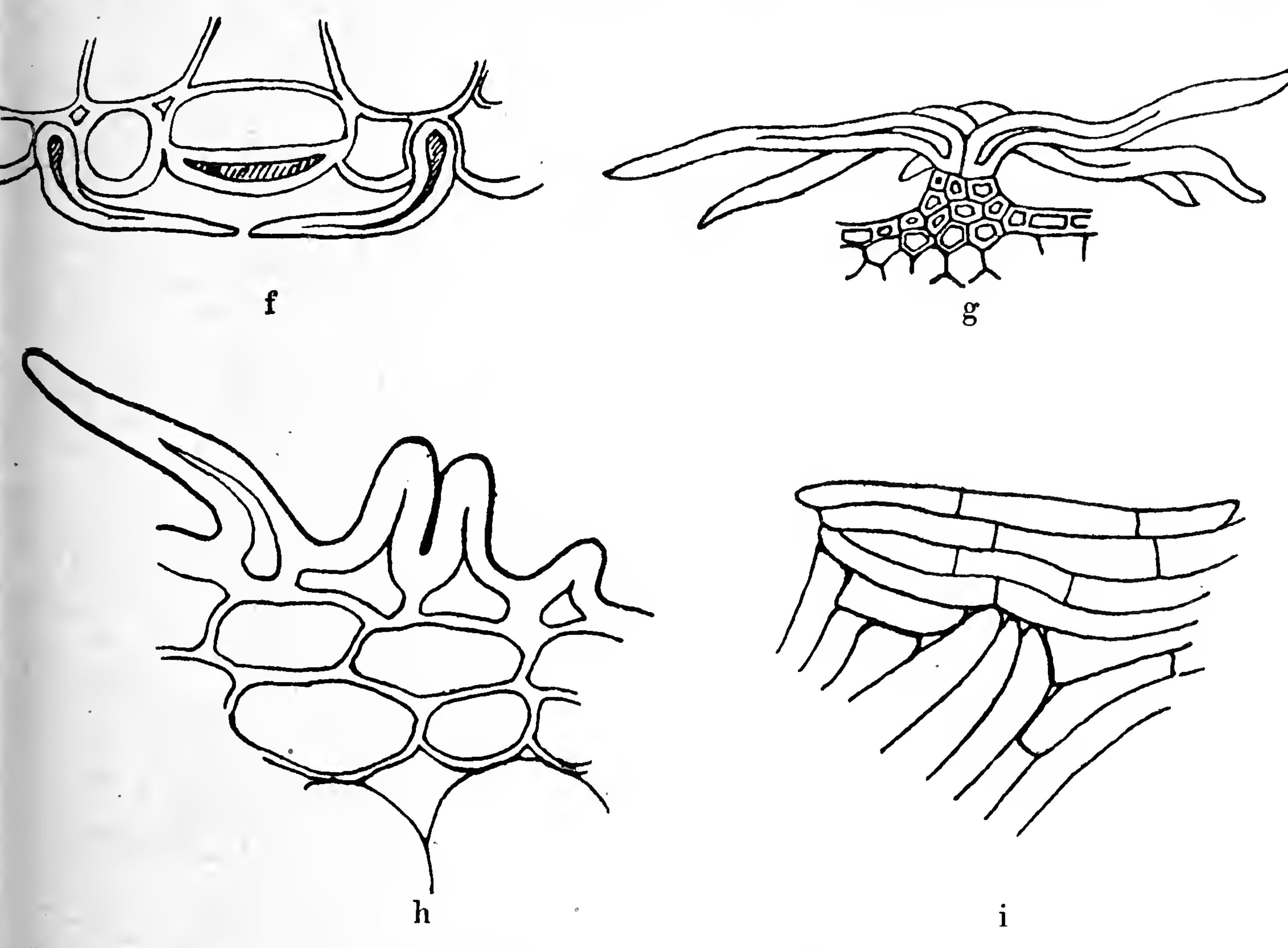


Fig. 30*b*. f Spaltöffnung mit Schutzhaaren (kleine 2—4theilige) im Querschnitt bei Qu. spec. von Buitenzorg. Vergr. 600. — g Qu. Suber L., Gewächshaus Basel. Gewöhnliches Sternhaar im Querschnitt. Vergr. 300. — h Qu. glabra Thbg., Buitenzorg. Untere Epidermis mit Haarbildungen (kl. 2—4theil. H.). Vergr. 600. — i Dasselbe. Verlauf der Zellen der zweiten Epidermis auf der Blattoberseite. Vergr. 300.

sundaische Arten. Es sind dies grosse aber äusserst zarte mehrzellige stern- oder netzförmige Gebilde, die wegen ihrer dichten Verflechtung auf der spaltöffnungbedeckten Blattunterseite sehr schwer zu isoliren sind (Fig. 30*a* c u. d). Oft sind sie makroskopisch an einem feinen schillernden Glanz der Blattunterseite zu erkennen. Ich beobachtete sie bei Quercus sclerophylla Lindl., cuspidata Thlg., lanceaefolia Roxb.,

und Junghuhnii Miq., ferners bei zwei unbestimmten Blättern aus Buitenzorg. Sehr kurze, stiellose Drüsengebilde, die oft einen harz- oder wachsartigen Ueberzug der Blattunterseite ausgeschieden hatten, fanden sich bei einigen tropisch-asiatischen und centralamerikanischen Arten. Daneben kommen aber in allen Gebieten vollständig oder beinahe vollständig haarlose Blätter vor, so dass eine Abhängigkeit vom Klima in der Haarbildung absolut nicht zu constatiren ist; es dürfte diese vielleicht im Gegentheil ein für die Systematik wichtigeres Prinzip bieten.

Von Haberlandt[1]) sind seinerzeit an tropischen Laubblättern sog. Hydathoden beschrieben worden, die, namentlich auf der Oberseite der Blätter sich findend, dazu dienen sollen, überschüssiges Wasser auszuscheiden, oder auch Thauwasser aufzusaugen (Fig. 30*a* a, Fig. 31 h). An einigen der tropischen Eichen beobachtete ich nun ganz ähnliche Gebilde, die in ihrer Structur vollkommen an die von dem erwähnten Forscher beschriebenen Organe erinnern. Da sie überdies nur an solchen Blättern vorkommen, die auch durch ein starkes Wassergewebe ihren feucht-heissen Standort verrathen, bin ich nicht abgeneigt, mich der Deutung Haberlandt's anzuschliessen, und sie als wassersecernirende Organe aufzufassen. Ich fand sie namentlich bei Quercus reflexa King. (Borneo), Eevyckii Korth. (Sumatra), bancana Scheff. (Ind. Arch.), umbonata Hauce (Penang), grandifrons King. (Penang), cyrtorhyncha Miq. (Perak), conocarpa Oudem. (Perak), encleisocarpa Korth. (Perak), Eichleri Wenzig (Perak), Cantleyana King. (Perak), placentaria Bl. (Nepal) und grosseserrata Bl. (Japan).

6. Anatomie.

Wohngebiet	A_1	A_2	B	C	D_1	D_2	E_1	E_2	E_3	F_1	F_2	F_3	G_1	G_2	G_3
Ia . .	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
Ib . .	—	—	—	—	—	2	—	8	1	—	2	—	—	—	—
IIa α .	—	—	—	—	1	5	1	5	—	—	2	—	—	1	—
IIa β .	—	—	—	—	2	3	6	5	—	6	1	3	—	3	—
IIb . .	—	—	—	—	—	—	—	1	2	1	2	—	—	1	5
III . .	—	4	4	1	—	—	—	5	—	1	4	2	2	2	—
IV . .	—	1	1	—	—	—	1	—	—	—	1	—	2	—	1
V . .	—	—	—	—	—	1	1	3	—	5	5	1	3	6	4
VI . .	—	—	—	—	—	2	—	4	—	—	8	1	5	6	9
VII .	—	—	—	—	—	1	4	1	—	2	6	2	3	4	6
VIII .	6	3	4	6	1	—	1	—	—	—	2	—	—	—	1
IX . .	3	—	11	7	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—

Summa 240

1) G. Haberlandt, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss., Wien CI, Abth. I, Okt. 92.

Erklärung zur Tabelle auf Seite 154: A_1 Im Schwammparenchym starkes Wassergewebe; einfache Epidermis. A_2 Dasselbe; doppelte Epidermis. B Im Schwammparenchym einzelne Gruppen von Wasserzellen. C Mächtiges Schwammparenchym aus dichtstehenden cubischen Zellen. D Ziemlich mächtiges Schwammparenchym. (1. Grosse Epidermiszellen, 2. Kleine Epidermiszellen.) E Palissaden- und Schwammparenchym gleich stark entwickelt. F Palissadengewebe überwiegend. G Sehr starkes Palissadengewebe. Bei E, F und G: 1. Grosse Epidermiszellen, 2. kleine Epidermiszellen, 3. kleine Epidermiszellen, oberseits verdickt.

Die die Blattfunctionen in erster Linie bedingenden anatomischen Verhältnisse sehen wir also in deutlicher Abhängigkeit vom Klima stehen. Während bei den Bewohnern nördlich gemässigter Gegenden Palissaden- und Schwammparenchym gleichmässig entwickelt sind (Fig. 2, Fig. 31 a), sehen wir bei trockeneren südlichen Gebieten (schon IIaβ, noch mehr IIb, V, VI und VII) die Palissaden die Oberhand gewinnen, wie dies bei jedem Culturversuch in trockenerem Medium der Fall ist (Fig. 31 d, c, b). Entsprechend unserem Versuch mit abwechselnd trockener und feuchter Umgebung im Victoriahaus, sehen wir auch in den Tropen Asiens die Schwammparenchymzellen cubisch werden (F. 31 e), in dichteren Verband treten, und schliesslich sogar zur Speicherung des zeitweilig zwar überflüssigen, zeitweilig aber wieder sehr nothwendigen Wassers schreiten (Fig. 31 f, g, h). Doppelte oder stark entwickelte einfache Epidermis, wie wir solche namentlich auch in wärmeren oder grossen klimatischen Schwankungen unterworfenen Gebieten (trop. Asien, N.-Amerika und Mittelmeerländer) finden, dürften ebenfalls der Wasserspeicherung dienen (Fig. 31 a, b, c, f, h). Besonders die südlichen nordamerikanischen Arten unterscheiden sich von unseren Eichen durch auffallend grosse Epidermiszellen, was allerdings aus der Tabelle nicht recht ersichtlich ist, da auch unsere Formen der Gruppe E_2 zugezählt werden mussten.

7. Nervation.

Wohngebiet	I	I—II	II	I—III	II—III	III	Wohngebiet	I	I—II	II	I—III	II—III	III
Ia .	1	—	—	—	—	—	IV .	2	2	2	1	—	—
Ib .	14	—	—	—	—	—	V .	34	1	1	1	—	—
IIaα	15	1	—	—	—	1	VI .	41	3	3	—	—	—
IIaβ	13	14	3	—	1	2	VII .	4	6	3	19	6	19
IIb .	14	2	1	1	2	—	VIII	6	9	31	1	2	2
III .	11	10	10	4	2	—	IX .	2	5	29	—	11	—

Summa 368

Erklärung: I craspedodrom, II camptodrom, III brochidodrom.

Auch die Nervation zeigt deutliche Abhängigkeit vom Klima: in nördlich gemässigten Gegenden überall ein craspedodromer, nach Süden ein Uebergang zum camptodromen Verlauf, der jedoch nur bei zu-

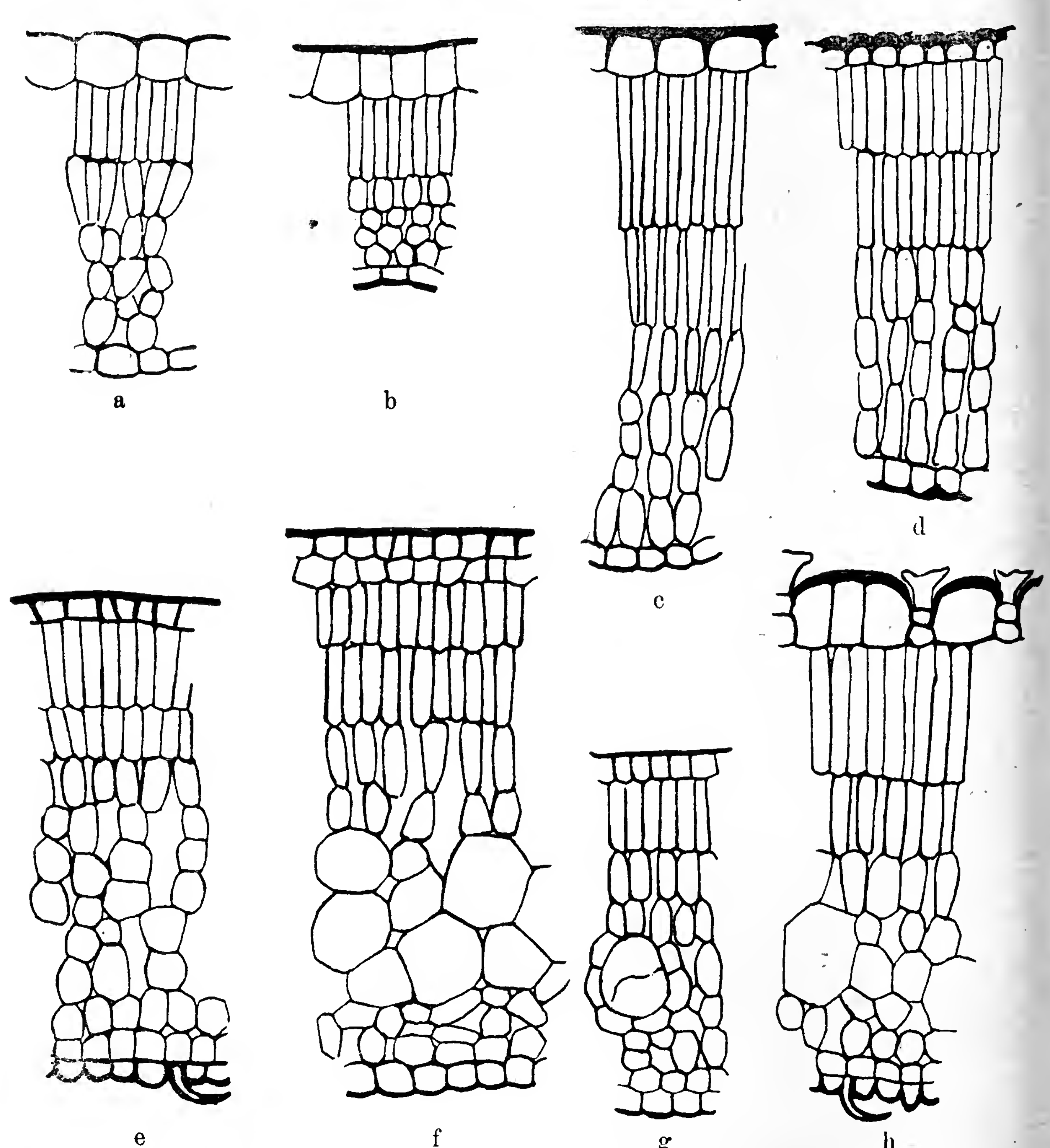


Fig. 31. Anat. Typus. a Quercus nigra L., St. Louis. E_1. — b Qu. Sartorii Liebm. F_1. Rio nigro, Mexico. — c Qu. reticulata H. et B., G_{1-3} Mexico. — d Qu. agrifolia Née., G_3, Californien (Sonnenblatt). — e Qu. costata Bl., Buitenzorg. C. — f Qu. spicata Sm., Assam. A_2. — g Qu. Lamponga Miq., Perak. B. — h Qu. Cantleyana King., Perak. A_1 mit Wassersecretionsorganen. — Typus $D-F_2$ vgl. die anatomischen Skizzen der Culturversuche von Qu. sessiliflora. — Vergr. 300.

nehmender Feuchtigkeit, in den Tropen, rein ausgebildet werden kann (VIII und IX), während er in trockeneren heissen Gegenden in den brochidodromen übergeht. Freilich sollten wir nach unseren

obigen Auseinandersetzungen in N.-Amerika theilweise brochidodrome Nervation erwarten, wie auch im Mediterrangebiet wenigstens Anklänge an dieselbe; doch wird dem gewöhnlichen allerdings äusserlichen Sprachgebrauch gemäss die Bezeichnung brochidodrom nur bei ganzrandigen Blättern angewandt, während die fadenlappigen und stachelspitzigen den craspedodromen zugezählt werden müssen, obschon sie wie gesagt, eine Erinnerung resp. Annäherung an den brochidodromen Typus zeigen. Dies ist auch bei Betrachtung obiger Tabelle zu berücksichtigen.

8. Anzahl der Secundärnerven.

Wohngebiet	1—4	5—8	9—12	13—16	17—20	21 u. mehr
Ia	—	—	1	—	—	—
Ib	—	14	—	—	—	—
IIaα . . .	—	11	5	1	1	—
IIaβ . . .	—	24	7	1	1	—
IIb . . .	—	12	7	—	—	—
III	1	7	18	10	1	2
IV	—	1	2	4	1	—
V	1	24	8	2	—	—
VI	3	32	8	—	—	—
VII . . .	1	15	13	10	2	—
VIII . . .	—	5	31	9	2	1
IX	—	3	31	9	2	1

Summa 346

Mit den Versuchen und bisherigen Schlüssen übereinstimmend, zeigt endlich im Gebiet der ganzen Gattung auch die Anzahl der Secundärnerven mit Zunahme der Wärme eine Vermehrung. Dass die nordamerikanischen Arten etwas den mediterranen in dieser Beziehung voraus sind, ist lediglich auf Rechnung der wohl aus dem Süden eingewanderten, hier nun aber sehr grossblättrig gewordenen fadenlappigen Arten zu schreiben. Dass ausnahmsweise einzelne Arten der Mittelmeerländer nur sehr wenige Secundärnerven besitzen, dürfte aus der ausserordentlichen Kleinheit ihrer Blätter zu erklären sein.

Nachdem ich nun so die einzelnen Data der Blattform und -structur unter Vergleichung der einzelnen Gebiete durchgenommen habe, dürfte es angezeigt sein, noch eine knappe Uebersicht über das Charakteristische jeder einzelnen klimatischen Gruppe zu geben.

1. Nördliche gemässigte Zone.

a) N.- und Mittel-Europa und N.-Asien.

Nur gelappte, selten grob gezähnte Eichenblätter, von schwach derber bis derber Consistenz, mit kurzem bis ziemlich kurzem Blattstiel, mittelgrosser Spreite, unterseits meist mit mehrtheiligen Sternhaaren und einfachen Drüsenhaaren, mit gleich stark entwickeltem Palissaden- und Schwammparenchym, craspedodromer Nervatur und 5—8 Secundärnerven.

b) nördliche Vereinigte Staaten.

Gelappte und fadenlappige Blätter schwach derber bis etwas lederiger Consistenz, mit meist längerem Blattstiel, grosser Spreite, mit oder ohne mehrtheilige Sternhaare, Palissadengewebe gleich oder weniger entwickelt als das Schwammparenchym, theilweise grosse Epidersmiszellen, meist craspedodrome Nervatur, theilweise mit Anklängen an den brochidodromen Verlauf; 5—12 Secundärnerven.

2. Südliche gemässigte Zone.

a) China und Japan.

Gezähnte und wenige ganzrandige Blätter, besonders derber bis lederiger Consistenz, mit kurzem oder langem Blattstiel, mittlerer bis grösserer Spreite, meist unbehaart, oder dann mit sehr verschiedenartigen Haaren versehen, Palissaden theilweise stärker als das Schwammparenchym entwickelt, theilweise diesem gleich oder durch ein Wassergewebe im Mesophyll verdrängt (südlichere Formen), craspedodrome bis camptodrome Nervatur, 5—16 Secundärnerven.

b) Südöstliche vereinigte Staaten.

Fadenlappige, sehr schwach gelappte und lanzettliche ganzrandige Blätter, derber bis etwas lederiger Consistenz, und kurzem Blattstiel, mittelgrosser Spreite, ohne oder mit mehrtheiligen Sternhaaren, oder einfachen Drüsenhaaren, Palissaden meist stärker entwickelt als das Schwammparenchym, Epidermis oft grosszellig, Nervatur craspedodrom-camptodrom, theilweise mit Anklängen an den brochidodromen Verlauf, 5—8 Secundärnerven.

c) Mittelmeerländer und anatolisches Gebiet.

Stachelspitzige und entweder sehr kurz oder sehr lang gelappte Blätter derber bis lederiger Consistenz, kurzem Blattstiel, kleiner bis mittelgrosser Spreite, mit oder ohne mehrtheilige Sternhaare, überwiegender Entwickelung des Palissadenparenchyms, in der Hauptsache craspedodromer Nervatur mit Anklängen an den brochidodromen Verlauf, 5—8 Secundärnerven.

d) Californien.

Besonders fadenlappige und stachelspitzige Blätter derber bis lederiger Consistenz, kurzem bis ziemlich langem Blattstiel, mittelgrosser Spreite, ohne oder mit mehrtheiligen Sternhaaren, überwiegender Entwickelung des Palissadenparenchyms, craspedodromer bis brochidodromer Nervatur und 5—16 Secundärnerven.

e) Westhimalaya.

Gezähnte und stachelspitzige Blätter ziemlich lederiger Consistenz, mit kurzem Blattstiel, mittelgrosser bis grosser Spreite, ohne oder mit verschiedenartigen Haaren, vorwiegender Entwickelung des Palissadenparenchyms oder Wassergewebe; craspedodrome bis camptodrome, theilweise schwach brochidodrome Nervatur, 5—16 Secundärnerven.

3. Subtropische und tropische Zone.

a) Centralamerika.

Ganzrandige lanzettliche Blätter, theilweise mit Tendenz zur Fadenlappen-, Lappen- oder Zähnebildung, derber bis lederiger Consistenz, kurzem bis langem Blattstiel, kleiner bis grosser Spreite, ohne oder mit zahlreichen vieltheiligen Sternhaaren, vorwiegender Entwickelung des Palissadenparenchyms, craspedodromer bis vollkommen brochidodromer Nervatur und 5—16 Secundärnerven.

b) Indien und Südchina.

Elliptische Blätter mit Träufelspitze oder Zähnen, derber bis sehr lederiger Consistenz, kurzem bis langem Blattstiel, meist grosser Spreite, ohne oder mit meist kleinen 2—4theiligen Haaren, meist mit Wassergewebe, camptodromer oder theilweise craspedodromer Nervatur und 9—16 Secundärnerven.

c) Indischer Archipel.

Elliptische Blätter mit Träufelspitze, seltener auch mit Zähnen, sehr lederiger Consistenz, kurzem Blattstiel, grosser Spreite, ohne oder mit meist kleinen 2—4theiligen Haaren, Wassergewebe, camptodromer oder theilweise schwach brochidodromer Nervatur und 9—16 Secundärnerven.

Vorstehende Arbeit musste aus den Gründen, die ich schon zu Anfang aussprach, von vornherein darauf verzichten, nach allen Seiten hin befriedigende und klare Resultate zu ergeben; doch hoffe ich, aus dem seit mehr als Jahresfrist gesammelten Material, das ich theils

selbst zusammentragen konnte, theils mir aber durch die Freundlichkeit der erwähnten Sammler und Herbariumverwalter zukam, einige nicht uninterressante Schlüsse gezogen zu haben, die einer weiteren Prüfung werth erachtet werden. Ich glaube, dass die von mir angewandte Untersuchungsmethode, das Ausgehen von experimentellen Versuchen, das Vergleichen mit den in der Natur gebotenen, nach ihren Ursachen uns bekannten Veränderungen in der That dazu führen wird, uns immer mehr in das Verständniss der Blattform, nicht nur nach ihren momentanen Beziehungen zum umgebenden Medium, sondern auch nach ihrer geschichtlichen Entwickelung führen wird.

Was als wichtigstes Ergebnis aus derartigen Untersuchungen hervorgehen dürfte, ist die so oft noch bezweifelte Thatsache, dass die durch äussere Medien hervorgerufenen Veränderungen an den Pflanzen thatsächlich erblich werden und im Lauf der Entwickelung zu eigentlichen Artmerkmalen sich entwickeln können. Durch den Nachweis, dass bei den Eichenblättern die Veränderungen beim Versuch und bei natürlichen Standortsunterschieden den mit dem Klima wechselnden Speziesverschiedenheiten entsprechen, hoffe ich einen Theil zur Kräftigung dieser Anschauung beigetragen zu haben.

Beiträge zur Kenntniss der Gattung Gunnera.

Von

Hans Schnegg.

Hiezu 28 Textfiguren.

I. Einleitung und allgemeine Morphologie.

Die Gattung Gunnera mit ihren, nach Engler-Prantl (1), etwa 17 Arten, die meist auf die südliche Hemisphäre beschränkt sind, wurde wegen ihrer abweichenden morphologischen und anatomischen Verhältnisse in den einzelnen Arten schon verschiedentlich zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht. Meist waren es allerdings die durch ihre mächtig ausgebildeten vegetativen Organe ausgezeichneten Arten, deren Heimat Südamerika und Java ist, welche den Untersuchungen zu Grunde lagen, eine Thatsache, die schon deshalb nicht auffallend sein kann, weil namentlich die beiden südamerikanischen Arten G. chilensis und G. scabra häufig in Cultur genommen werden und daher meist leicht zugänglich sind. Nur Reinke (2), der als erster eine vergleichende morphologische Uebersicht über zahlreiche Arten der Gattung Gunnera gibt, hat seine Untersuchungen auch auf die kleineren Arten ausgedehnt, von denen hier G. magellanica und G. lobata aus Südamerika und die auf Neuseeland vorkommenden Arten G. monoica und prorepens genannt seien, weil sie theils wie die beiden ersten auch in den Bereich meiner Untersuchungen hereingezogen wurden, theils wie die beiden letzteren in sehr enger verwandtschaftlicher Beziehung zu meinen neuseeländischen Arten stehen.

Es soll daher Gegenstand vorliegender Arbeit sein, die morphologischen und anatomischen, und anschliessend daran auch die Blüthenverhältnisse noch für weitere fünf Arten festzustellen, die von Herrn Professor Goebel im Jahre 1898 auf Neuseeland gesammelt und mir in Form von Alkoholmaterial zur Untersuchung überlassen wurden. Nach Kirk (3) wurden sie als G. arenaria, G. dentata, G. densiflora, G. microcarpa und G. Hamiltonii bestimmt. Als Ergänzung gelangten ausserdem noch G. magellanica und G. lobata zur Untersuchung, die ich der Güte des Herrn Dr. Neger verdanke, der sie mir als Herbar material zur Verfügung stellte. Dieselben wurden von ihm in Südamerika gesammelt, und zwar G. magellanica in Valdivia auf den hohen Anden, G. lobata an der Magellanstrasse. Die beiden letzt-

genannten Arten wurden deshalb der Untersuchung noch angeschlossen, weil sie Reinke, wie er selbst angibt, nur in mangelhaftem Herbarmaterial vorlagen.

Was nun alle diese Arten in besonderer Weise auszeichnet, ist ihre geringe Grösse. Alle, G. magellanica allein ausgenommen, deren Blätter sich bis ungefähr 10 cm über den Boden erheben, stellen kleine, kaum die Höhe von 5 cm erreichende Pflänzchen dar. Sie besitzen einen kurzen, schief aufsteigenden Stamm mit dicht gedrängten Internodien, der durch seitliche, bei G. magellanica bis 10 cm lange, bei den übrigen Arten kürzere, höchstens 8 cm lang werdende Ausläufer ausgezeichnet ist. Ihre Dicke beträgt 0,3—0,5 cm. Nur bei G. Hamiltonii, einer Art, die im Allgemeinen ihre eigenen Wege geht, sind die Ausläufer bis auf eine Länge von 2—3 cm reducirt. Die ganzen Pflanzen, mit Ausnahme der nackten oder doch nur mit ganz vereinzelten Haaren besetzten Ausläufer, besitzen eine aus kleinen, steifen Haaren gebildete Behaarung, die namentlich auf den Blättern ihre stärkste Entwickelung erlangt, so dass dieselben, wie z. B. bei G. Hamiltonii, mit einem dichten Haarfilz überdeckt erscheinen.

Die in dreizähligen Spiralen angeordneten Blätter sind in der Jugend sehr stark zusammengefaltet und in der Knospenlage geschützt durch die auf den Blattzähnen vorhandenen Drüsen, die auch bei anderen Arten der Gattung vorkommen und einen zähen, gerbstoffhaltigen Schleim absondern. Als weiterer Schutz dienen ferner zwei, an der Stammknospe am Ende des Ausläufers einander gegenüberstehende Niederblätter, die als Knospenschuppen anzusehen sind und gleichfalls an ihren Zähnen Drüsenentwickelung zeigen.

In der Form der Blätter tritt bei den neuseeländischen Arten, mit Ausnahme der G. Hamiltonii, keine besondere Mannigfaltigkeit auf. Der bei den einzelnen Arten verschieden lange, meist der Länge der Blattspreite gleichkommende Blattstiel, der nur bei G. microcarpa mehr als doppelt so lang wie letztere ist, trägt eine 1—2 cm lange und gewöhnlich etwas breitere Blattspreite. Dieselbe ist meist nierenherzförmig, ziemlich plötzlich in den Blattstiel verschmälert und meist drei- bis fünfmal gelappt. Der Rand ist gesägt oder gezähnt, oder gekerbt-gezähnt. In seinem ganzen Aussehen erinnert es, um einen Vergleich mit einheimischen Blattformen zu ziehen, am meisten an manche rundblättrige Saxifraga-Arten, bei einigen wohl auch an Glechoma oder Alchemilla in Grösse wie in Form. Abweichend davon ist nur G. Hamiltonii. Das stark behaarte Blatt ist kurz gestielt und besitzt eine in den Blattstiel allmählich verschmälerte, spatelförmige

Blattspreite, die sich als breiter Blattstielflügel weiter nach unten fortsetzt. Infolge dieses geflügelten Blattstiels kommt es dann bei der Vereinigung des Blattes mit dem Stamme zu einer breiten, am Stamm ein Stück weit herablaufenden und ihn umschliessenden Scheide, die bei den anderen Arten fehlt.

Sehr charakteristisch für alle neuseeländischen Arten ist ferner die Beschaffenheit der Blattzähne, die in lange Zipfel ausgezogen sind, und da sie sich in der Knospe über die jungen Organe herbiegen, infolge ihrer drüsigen Ausbildung als wichtige Schutzorgane für sie dienen. Später vertrocknen sie und stellen ihre Thätigkeit ein.

Weitere Typen in der Form und Ausbildungsweise der Blätter stellen G. magellanica und G. lobata dar. Die Blätter der ersteren sind ausgesprochen nierenförmig und haben, wenn wir von dem gekerbten Blattrande absehen, am meisten Aehnlichkeit mit denen von Asarum. Sie sind am Grunde herzförmig, 5—7 cm breit und besitzen einen ebenso langen, oder etwas längeren Blattstiel. Eine Theilung der Blattspreite oder gar eine Lappung derselben wie bei letzterer Art ist nicht vorhanden. G. lobata dagegen nähert sich in ihrer Grösse ganz bedeutend den neuseeländischen Arten. Ihre Blattspreite jedoch besitzt eine annähernd kreisrunde Form und ist mehrmals tief eingeschnitten gelappt, so dass, da bei der Grösse der einzelnen Lappen diese sich in der Regel gegenseitig theilweise decken, das Blatt beinahe das Aussehen gewinnt, als sei der Stiel in seinem Centrum angebracht. Der Rand der einzelnen Lappen ist glatt.

Was diese beide Arten noch besonders vor den neuseeländischen auszeichnet, ist das Verhalten ihrer Blattspitzen. Wir haben deren Form und Bedeutung bei diesen oben kennen gelernt und gesehen, dass sie in lange, fadenförmige Blattzipfel ausgezogen sind. Hier erfüllt zwar die Blattspitze offenbar auch die gleiche Aufgabe, als Schutzorgan in der Knospenlage zu dienen, ist aber hier nicht lang ausgezogen, sondern vielmehr eingesenkt und endigt mit einem kleinen, knopfförmigen Höcker. Schon mit blossem Auge oder unter Lupenvergrösserung kann man an den breiten Kerben des Blattrandes eine kleine Einsenkung und in dieser einen röthlichen Punkt, eben jenen zur Drüse umgewandelten Blattzahn erkennen. Schon Reinke (2) hat die gleichen Gebilde bei G. perpensum beobachtet und beschrieben und deren biologische Bedeutung nachgewiesen.

Jene zapfenförmigen Emergenzen auf Blättern und Blattstielen, wie sie für G. scabra, manicata und chilensis beschrieben werden, fehlen

den von mir untersuchten Arten vollständig, sind auch durch keinerlei homologe Gebilde vertreten.

Die in lockeren Trauben angeordneten Blütenstände sind, soweit sie mir überhaupt zur Verfügung standen, theils monoecisch, so bei G. microcarpa mit männlichen Blüthen an der Spitze und weiblichen an der Basis, und stark verzweigt, theils dioecisch bei den übrigen Arten, doch lagen mir von letzteren nur bei G. arenaria männliche Blüthenstände vor. Alle übrigen waren weibliche Pflanzen. Bei G. magellanica und G. lobata fehlten Blüthenstände vollständig.

Ausserdem wurden noch die Blüthen von G. chilensis zur Untersuchung der Embryosack- und Embryoverhältnisse herangezogen, die bei den Blüthen der neuseeländischen Arten nicht vollständig verfolgt werden konnten. Es soll jedoch an dieser Stelle nicht näher auf die Blütenverhältnisse eingegangen werden, dieselben sollen vielmehr erst in dem Abschnitt über die Embryoentwickelung in vergleichender Darstellung abgehandelt werden.

Ein schon von den früheren Autoren für die Gunnera-Arten festgestelltes charakteristisches Merkmal, das Auftreten von besonderen Stammdrüsen, die der Symbiose mit einer Nostoc-Art dienen, fehlt auch diesen Arten nicht. Sie stellen wulstige, in kurzen Zwischenräumen zwischen den Blättern angebrachte, mit mehrfach gelappter Aussenseite versehene Polster dar, wie sie Merker (4) für G. macrophylla nachgewiesen hat. Sie dienen in ihrer Jugend der Schleimabsonderung, stellen aber im Alter ihre Thätigkeit ein und vertrocknen, den eingewanderten Nostoc zuweilen tief in das Innere des Grundgewebes verschiebend. Die hier auftretenden Nostoc-Kolonien und deren einzelne Individuen zeigen keinerlei Verschiedenheit denen gegenüber, die bei G. chilensis zum Vergleiche beobachtet wurden.

Die in der Achsel der Blätter auftretenden stipulae, die für die grossen Arten G. chilensis, manicata und scabra so charakteristisch sind, fehlen bei den neuseeländischen Arten vollständig. Dagegen erlangen sie namentlich bei G. magellanica einen Grad der Entfaltung, der nur von den grossen Arten übertroffen wird. Dieselben wurden schon von Reinke (2) erkannt und eingehend untersucht und beschrieben, und ich kann daher auf dessen Abhandlung hinweisen. Nahezu eine gleich weitgehende Entwickelung erlangen dieselben bei G. lobata; auch hier umschliessen sie als fest geschlossene Scheide die junge Knospe und bleiben wie die der vorigen Art noch lange Zeit erhalten.

II. Gefässbündelverlauf in Stamm, Ausläufer und Blatt.

Betrachten wir einen Querschnitt durch den Stamm irgend einer der Gunnera-Arten, so fällt uns vor Allem die Unregelmässigkeit auf, mit welcher die einzelnen Gefässbündelquerschnitte auf ihm vertheilt sind, eine Anordnung, die vollständig abweicht von der, die wir sonst für Dicotylen gewohnt sind. Dieselbe nähert sich vielmehr sehr bedeutend der, wie wir sie sonst bei Monocotylen antreffen. Dies eigenartige Bild kommt dadurch zu stande, dass die das gesammte Gefässbündelsystem des Stammes zusammensetzenden Blattspurstränge noch längere Zeit von einander getrennt, zuweilen sich auf ihrem weiteren Verlaufe wieder theilend und gegenseitig verschränkend unregelmässig nach unten verlaufen, bis sie sich schliesslich zu einem einheitlichen Bündel zusammenschliessen.

Die Verhältnisse des Bündelverlaufs im Stamm wurden an G. dentata, G. densiflora und G. Hamiltonii eingehend studirt und an den kurzen, mit zahlreichen in Spiralstellung stehenden Blättern besetzten Stämmchen der Verlauf der Stränge festzustellen versucht. Die Verhältnisse, die sich dabei ergaben, sollen nun Gegenstand der folgenden Betrachtung werden.

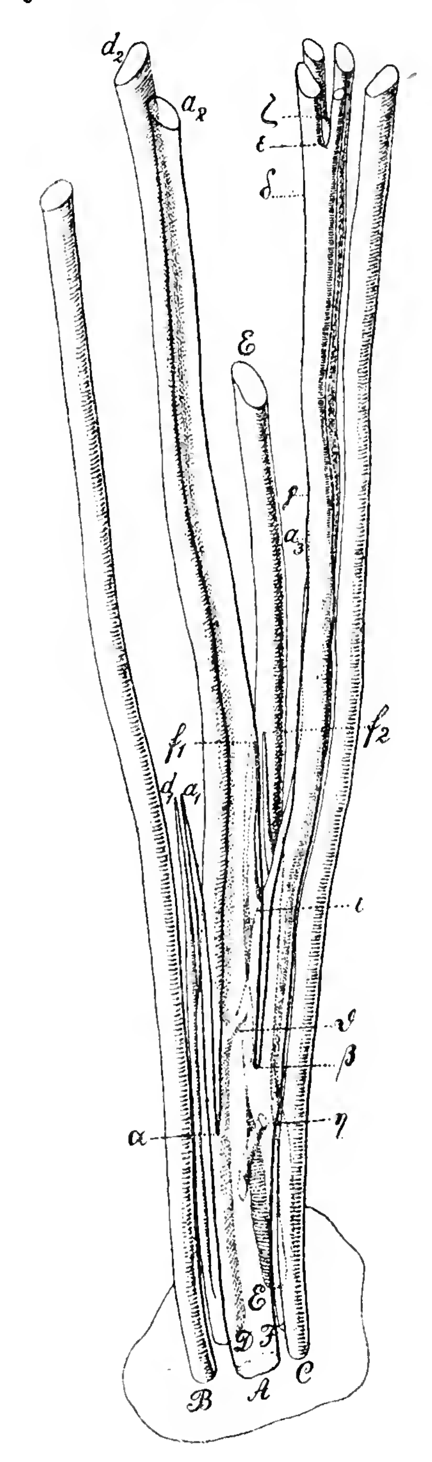


Fig. 1. Gefässbündelverlauf im Stamme von G. Hamiltonii (Erklärung im Text).

Dabei zeigt sich nun vor Allem, dass gegenüber den Ergebnissen, wie sie von Merker (4) für G. macrophylla gefunden wurden, schon dadurch eine wesentliche Vereinfachung entstand, dass die einzelnen den Stamm durchziehenden Stränge bei weitem einfacher gebaut sind, als bei jener Art, und namentlich zusammengesetzte Stränge, wie sie im Stamme von G. macrophylla häufig vorkommen, bei den neuseeländischen Arten überhaupt nicht vorhanden sind. Auch fällt, wie noch gezeigt werden soll, jene Verschränkung der Bündel, sowie Merker's (4) „Plattenbildung“ weg.

Wir haben schon im ersten Theil verschiedentlich Gelegenheit gehabt, zu beobachten, dass G. Hamiltonii zuweilen nicht unwesent-

liche Abweichungen von den übrigen neuseeländischen Arten aufweist. Trotz dieser rein morphologischen und weiter unten noch eingehender zu betrachtenden anatomischen Verschiedenheiten, zeigt sich nun doch im Gefässbündelverlauf bis auf geringfügige Unterschiede, auf welche an geeigneter Stelle noch hingewieson werden soll, vollständige Uebereinstimmung mit diesen.

Vorausschicken möchte ich noch, dass der Verlauf der Bündel an successiven Querschnitten klar gelegt wurde, da sich herausstellte, dass durch Maceration oder Freipräpariren, wie es von Merker (4) für G. macrophylla durchgeführt wurde, bei der Kleinheit der Stämmchen, die nur 1/2 bis 1 cm Höhe erreichen und daher dicht gedrängte und stark verkürzte Internodien zeigen, hier nichts zu erreichen war. Ferner seien noch einige Worte der Construction des Bündelverlaufs gewidmet, wie ihn Fig. 1 darstellt. Dieselbe erfolgte in der Weise, dass die bei 30facher Vergrösserung auf Papier übertragenen Microtomschnitte, in welche der Stamm zerlegt worden war, so auf Millimeterpapier übergezeichnet wurden, dass je 10 Schnitte von zusammen 150 μ Dicke in einer Entfernung von 20 mm eingetragen und die Querschnitte der einzelnen Bündel durch Linien mit einander verbunden wurden. Durch das so gewählte Maass wurde nun allerdings das natürliche Verhältniss der Dicke der Stränge zu ihrer Länge ein anderes, doch musste wegen der dicht gedrängten Internodien und der dadurch in der Zeichnung nothwendigerweise entstandenen Häufung der Linien zu diesem Hilfsmittel gegriffen und dadurch die Bündel bedeutender in die Länge gezogen werden. Da es jedoch keineswegs auf die Länge der beobachteten Bündelstrecken, vielmehr ausschliesslich auf deren gegenseitige Lage und Verlauf ankommt, so kann es weiter nicht von Belang sein, und ich möchte nur, um Missverständnissen vorzubeugen, darauf hingewiesen haben.

Da aber ausserdem bei der gegenseitigen Lage der Bündel theilweise eine sehr unliebsame Verdeckung sowohl in kleineren Theilen, wie in grösseren Strecken nothwendigerweise eintreten musste, so wurde, um diesem Uebelstande einigermaassen zu begegnen, zugleich aber die Uebersichtlichkeit und Verständlichkeit zu fördern, die Zeichnung der Bündel in der Weise vorgenommen, dass das grosse vorderste Bündel *A*, welches durch seine Lage einen grossen Theil der übrigen verdecken würde, durchsichtig gedacht und daher nur in seinen Conturen angegeben wurde. Auch stellt das Bild nur den mittelsten Theil des Stammes dar, wogegen die Basis, an welcher eine vollständige, allerdings bei den verschiedenen Arten abweichende

Vereinigung sämmtlicher Bündel zu einem einzigen eintritt, weggelassen wurde. Ueber diese Verhältnisse soll erst im nächsten Theile eingehend berichtet werden. Ausserdem wurden auch die theils in dem Achselspross, theils in dem Blüthenstande sich weiter ausbreitenden Bündelenden nicht mehr in den Bereich der Zeichnung hereingezogen.

Gehen wir nach diesen einleitenden Bemerkungen nun über zur Erklärung der vorliegenden Verhältnisse. Ohne Weiteres deutlich ist der Verlauf der Bündel *B, C* und *E*. Dieselben stellen einfache Blattspurstränge dar, die sich schief an den Stamm anlegend, längere Zeit ziemlich gerade nach abwärts verlaufen, um sich schliesslich weiter unten mit den übrigen Bündeln zu vereinigen. Die Verhältnisse, die hier wegen ihrer Einfachheit von G. Hamiltonii gezeichnet sind, zeigen bei den anderen Arten insofern eine Verschiedenheit, als bei diesen, wie später noch eingehender gezeigt werden soll, drei Bündel, ein starkes, mittleres Hauptbündel und zwei schwache, seitliche Nebenbündel den Blattstiel durchziehen, die aber deshalb beim weiteren Verlauf des Bündels im Stamm nicht in Betracht kommen, weil sie schon vor der Vereinigung des Blattbündels mit dem Stamm am Blattgrunde sich mit dem Hauptbündel vereinigen. Es tritt also trotzdem auch bei jenen Arten nur ein einziges Bündel in den Stamm ein. Dagegen ist, wie schon beiläufig erwähnt, die gegenseitige Vereinigung der Blattspurstränge zu einem einheitlichen Strange, der schliesslich im Ausläufer sich fortsetzt, bei den einzelnen Arten sehr verschieden, doch soll, da dabei die anatomischen Verhältnisse berücksichtigt werden müssen, erst bei deren Beschreibung darauf eingegangen werden.

Anders schon verhält es sich mit dem hier durchsichtig gedachten Bündel *A*, dessen Verlauf wir von unten nach oben verfolgen wollen. Nachdem es als dicker Strang langsam ansteigt, erfährt es zunächst bei α eine Theilung in der Weise, dass ein kleines Bündelchen a_1 abgeht, das parallel mit dem Bündel *B* nach oben verläuft und etwas oberhalb der Stelle, an welcher das Bündel *B* in sein Blatt ausmündet, sich plötzlich verliert, eine Erscheinung, auf welche erst später eingegangen werden soll. Etwas oberhalb dieser ersten Theilungsstelle findet sich eine zweite bei β, welche insofern von Interesse ist, als ihr einer Zweig a_2 lange Zeit annähernd mit Bündel *D* gleichlaufend, kurz nach der Stelle, an welcher die Zeichnung abgebrochen ist, als Blattspur in ein Blatt ausläuft, während der andere Ast a_3 etwas schief nach hinten sich legt, um sich bei γ mit dem in einen Achsel-

spross auslaufenden Bündel *F* zu vereinigen. Wir sehen also, dass hier das Bündel *A* aus der Vereinigung einer Blattspur mit dem Theilstücke eines Achselsprosses hervorgegangen ist. Das oberhalb der Vereinigungsstelle γ eine kurze Strecke weit mit hufeisenförmigem Querschnitte weiterlaufende Bündel erfährt nun alsbald bei δ eine abermalige Theilung, der kurz oberhalb bei ε und ζ zwei weitere folgen, so dass wir nun nach oben hin vier vollständig von einander getrennte Bündel antreffen und somit ein ähnliches Bild, wie es uns der Schnitt liefert, auf welchen wir das ganze Gefässbündelskelett aufgebaut haben. Verfolgen wir den Verlauf dieser Bündel, die in ihrer Gesammtheit das Bündelskelett eines Achselsprosses darstellen, so beobachten wir, dass sie das gleiche Schicksal erfahren, wie die unserer Betrachtung zu grunde gelegten Stränge und nach verschiedentlichen Theilungen schliesslich auch als Blattspuren auslaufen. Es ergibt sich demnach in ihrem weiteren Verlaufe kein neuer Gesichtspunkt und so wurden sie denn, um das Bild nicht noch unnöthigerweise zu compliciren, weggelassen.

Bemerkt muss ferner noch werden, dass schon bei η eine andere Verbindung von Bündel *A* mit Bündel *F* eingetreten ist in Form einer kurzen, von *A* schräg rückwärts nach *F* verlaufenden engen Anastomose, wie wir weiter unten noch eine ähnliche zwischen Bündel *D* und Bündel *F* antreffen werden.

Aehnlich wie der vorbeschriebene verhält sich der Strang *D*. Auch er erfährt kurz oberhalb der Stelle, die wir zum Grundrisse unseres Bündelaufbaues genommen haben, eine Theilung in einen sehr dünnen Strang d_1, der nach links abgeht und parallel mit *B* und dem Theilstücke a_1 nach oben verläuft, um wie letzteres gleichfalls auf der Höhe der Blattstielbasis blind zu endigen. Der zweite aus der Theilung hervorgegangene Strang d_2 zieht anfangs eine grössere Strecke weit parallel mit seinem ersten Theilstücke d_1 nach oben, entsendet aber schon bald oberhalb der Verzweigungsstelle von *A* bei ϑ einen kurzen, dünnen Strang seitwärts, der als Anastomose von *D* mit *F* erscheint und sehr bald vollständig mit diesem verschmilzt. Im weiteren Verlaufe treten nun zunächst, wenigstens soweit es noch im Bereiche der Zeichnung liegt, keine Veränderungen mehr in dem Theilstücke d_2 ein. Es verläuft mehrmals, sich leicht hin- und herbiegend, im Allgemeinen gerade nach aufwärts, um zur Achse eines Blüthenstandes zu werden, in welcher Eigenschaft es weiter oben zahlreiche Theilungen erfährt, deren einzelne Aeste zu Spursträngen der Blüthenstiele und anderer Theile des Blüthenstandes

werden. Auch deren weiterer Verlauf wurde auf der Zeichnung nicht mehr berücksichtigt.

Nun noch zum Bündel *F*. Auch dieses bleibt schliesslich nicht mehr ganz unverändert. Wir haben bereits gesehen, dass es schon durch einen aus der Anastomose bei η hervorgegangenen Theil von *A* eine Vermehrung erfahren hat, eine kurze Strecke weiter oben bei ϑ durch eine weitere Anastomose von *D* her bereichert wurde, um sich schliesslich oben bei γ mit dem dritten Theilungsstück a_3 von *A* zu vereinigen. Wenn uns die bisherigen Beobachtungen an dem Strang *F* stets nur eine Vermehrung seiner Bündelelemente gezeigt haben, so beweisen uns weitere Untersuchungen, dass auch Theilungen in diesem Bündel eintreten, denn bei ι treten an zwei einander sehr nahe liegenden Stellen Abzweigungen kleiner dünner Bündel ein, wie wir solche schon in den Theilbündelchen a_1 und d_1 kennen lernten. Dieselben erstrecken sich nach hinten gegen das Bündel *E* zu, diesem einige Zeit parallel laufend und endigen schliesslich wie ihre beiden analogen Bündel a_1 und d_1 blind an der Basis des Blattes, dessen Spur das Bündel *E* darstellt.

So auffallend nun auch das Auftreten dieser kleinen Theilbündelchen a_1 und d_1 bezw. f_1 und f_2 erscheinen mag, so wird uns ihre Bedeutung doch ohne Weiteres klar, wenn wir bedenken, dass oberhalb der Stellen, an welchen ihre Ausmündung erfolgt, zwischen den Blättern an deren Basis die schon erwähnten Stammdrüsen liegen, für welche sie als Leitungsbahnen dienen. Merkwürdig erscheint vielmehr der Umstand, dass die Versorgung der Drüsen nicht von dem Blatte aus geschieht, zu welchem sie gehören, sondern von jedem beliebigen Bündelstrang aus erfolgen kann, ja dass die gewöhnlich in Zweizahl vorhandenen Bündel nicht einmal aus einem einzigen, sondern sogar aus verschiedenen Strängen ihre Entstehung nehmen können. Beide Fälle lehren uns einerseits die Bündelchen f_1 und f_2, die beide dem einen Strang *F* ihren Ursprung verdanken, anderseits die Bündelchen a_1 und d_1, welche den beiden Strängen *A* bezw. *D* entsprungen sind.

Der hier geschilderte Gefässbündelverlauf zeigt nun allerdings nicht jene Complicationen, wie sie von Merker (4) an G. macrophylla festgestellt wurden, lässt jedoch immerhin eine Uebereinstimmung mit den dort geltenden Verhältnissen erkennen, die sich vor allem darin kundgibt, dass auch bei den kleinen neuseeländischen Arten der gesammte Stammaufbau nur durch Blattspurstränge erfolgt. Stammeigene Bündel sind nicht vorhanden. Wenn trotz dieser Uebereinstimmung der Bündelverlauf hier wesentlich einfacher ist, so ist

das ohne Zweifel auf die Grössenunterschiede in den Arten zurückzuführen, denn es ist ohne Weiteres klar, dass die kleinen niederliegenden mit kleinen Blättern versehenen Arten ein viel weniger starkes und verflochtenes Stranggewebe benöthigen, als die mit ihren Riesenblättern versehenen und daher äusseren Angriffen viel mehr ausgesetzten grossen Arten G. chilensis und macrophylla.

Auch der Strangverlauf im Blattstiel und in der Blattspreite gestaltet sich infolge des verhältnissmässig einfachen Baues, der diese Organe zusammensetzenden Bündel wesentlich einfacher. Es soll auch hiebei mit der Betrachtung der einfachsten Art G. Hamiltonii begonnen werden, die ja, wie bekannt, nur durch das Vorhandensein eines einzigen Blattspurstranges ausgezeichnet ist. Das Gefässbündel des Blattstieles verläuft, von seiner Basis beginnend, in gerader Linie durch diesen und theilt sich in später näher zu beschreibender Weise — weil dabei die anatomischen Verhältnisse berücksichtigt werden müssen — beim Uebergang in die Blattspreite in drei, zu den Blatthauptnerven werdende Bündel. Analog sind die Verhältnisse bei G. lobata. Auch diese besitzt einen nur von einem einzigen Bündel durchzogenen Blattstiel, der sich am Grunde der Blattspreite in die Blatthauptnerven theilt, die bei dieser Art gewöhnlich in Fünfzahl vorhanden sind.

Anders liegen nun die Blattstielverhältnisse bei den übrigen untersuchten Arten. Verfolgen wir einen Blattspurstrang von seiner Ansatzstelle an das Stammbündel nach oben, so läuft er, wie uns das Gefässbündelskelett gezeigt hat, längere Zeit in gerader Linie durch den Stamm, um nach einiger Zeit in den Blattstiel auszubiegen. Unmittelbar oberhalb der Stelle, an welcher er schief nach aussen abzweigt, erfährt er jedoch eine Dreitheilung, wobei ein starker mittlerer Hauptstrang von rundem oder etwas ovalem Querschnitt und parallel mit ihm zwei kleine, dünne Nebenstränge resultiren, welche ersteren stets begleitend in den Kanten des nach oben etwas abgeflachten Blattstieles verlaufen. Beim Uebergang in die Blattspreite theilt sich nun in analoger Weise wie bei den Arten mit einspurigem Blattstiel das Hauptbündel in drei, den Blatthauptnerven entsprechende Bündel, die kleinen Blattstielnebenstränge jedoch krümmen sich, dem herzförmigen Ausschnitt der Blattspreite an ihrer Basis folgend, seitlich und laufen für sich in den untersten Blattzipfel. Zuweilen, jedoch selten, kommt es bei allen Arten vor, dass kurz vor dem Abbiegen in den Blattzipfel ein kleiner Zweig sich lostrennt, der sich entweder wieder mit dem Hauptbündel oder mit einem erst später auftretenden

kleinen Seitennerven vereinigt. Immer jedoch nimmt seine Hauptmasse den Verlauf in den Blattzipfel.

Im Verlauf der Stränge durch die Blattspreite treten morphologisch keine neuen Gesichtspunkte auf. Die Verzweigung und gegenseitige Anastomosirung erfolgt in normaler Weise. Nur an den Blattspitzen kurz unterhalb des eigentlichen Blattzipfels und an der Basis der Blattzähne erfährt das Gefässbündel gemäss der biologischen Bedeutung der letzteren eine deutliche Verbreiterung (Fig. 2). Diese wird einerseits durch die an dieser Stelle auftretende grössere Anzahl von Gefässen und Tracheiden im mittleren Bündel, anderseits durch das Zusammentreten mehrerer Bündel verursacht, indem von rechts und links kleine, dem Blattrande parallel verlaufende Nerven sich mit dem mittleren vereinigen und nun mit ihren freien Enden hier gemeinsam ausmünden. Sonstige freie Gefässbündelendigungen in der Blattfläche wurden nur bei G. magellanica und G. Hamiltonii in grösserer Menge angetroffen. Bei den übrigen Arten kommen sie nicht oder nur sehr vereinzelt vor.

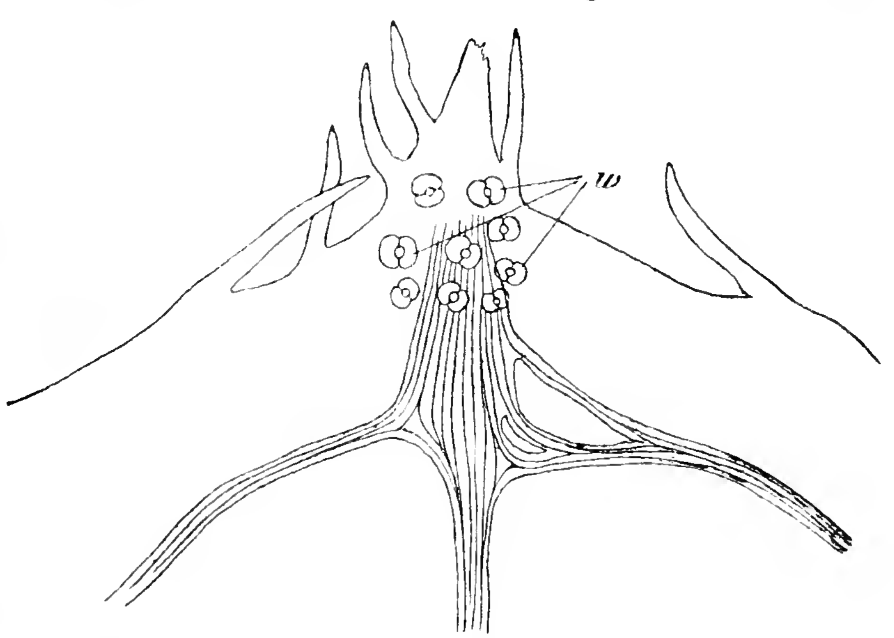


Fig. 2. Freie Gefässbündelendigung in einem Blattzahn von G. dentata. *w* Wasserspalten.

Der Gefässbündelverlauf in der Blüthenstandsaxe geht in ganz normaler Weise vor sich, schliesst sich aber im Allgemeinen dem des Stammes an. Nur in den anatomischen Verhältnissen treten Differenzen auf, die aber ausschliesslich Gegenstand des nächsten Abschnittes bilden sollen. Desgleichen soll hier auch auf den Verlauf in den einzelnen Blüthen nicht eingegangen werden.

III. Allgemeiner anatomischer Aufbau und Bau der einzelnen Stränge.

Das Blatt.

Das Blatt ist in Anbetracht der schattigen und feuchten Standorte, an welchen diese Pflanzen wachsen, sehr einfach gebaut, und vor Allem eine Differenzirung des Blattgewebes in eine an der Oberseite liegende assimilatorische Palissadenschicht und ein parenchyma-

tisches Schwammgewebe an der Unterseite nicht entwickelt, vielmehr stellt das ganze Mesophyll ein einheitliches, aus stark ausgebuchteten und gefalteten Parenchymzellen bestehendes Gewebe dar. Indem die einzelnen Zellen mit ihren Aussackungen, die auf der ganzen Oberfläche der annähernd isodiametrischen Form vertheilt sind, in gegenseitiger Berührung stehen, lassen sie ein stark entwickeltes Intercellularsystem und Durchlüftungsgewebe zwischen sich. Nur G. Hamiltonii nimmt auch in dieser Hinsicht wieder ihre Sonderstellung ein, indem bei ihr, wenn auch nicht so deutlich, wie es sonst bei Laubblättern die Regel ist, eine jedenfalls auffallende Differenzirung des Blattgewebes eintritt, die sich in der Scheidung eines die Oberseite einnehmenden Assimilationsgewebes und eines an der Unterseite vertheilten Schwammgewebes kundgibt. Ersteres zeigt zwar noch nicht die ausgeprägte Form, wie sie von einem echten Palissadenparenchym verlangt wird, doch darf man es jedenfalls mit gutem Rechte als solches bezeichnen, da es durch seinen reichen Chlorophyll- und Stärkegehalt, ferner durch das Fehlen der Aussackungen an den Zellen und damit der Intercellularräume sich deutlich gegen das übrige Blattgewebe abhebt. Wahrscheinlich ist es nur als eine Uebergangsform vom Schwamm- zum Palissadenparenchym zu betrachten, die ihre Erklärung in den Standortsverschiedenheiten der einzelnen Vertreter finden wird.

Diese Ausbildung des Blattgewebes, verbunden mit der schon im ersten Abschnitte angeführten stärkeren Behaarung den anderen Arten gegenüber, lässt wohl darauf schliessen, dass es sich um eine Art handelt, die an trockeneren Standorten wächst, als jene. Dass sie jedoch trotzdem noch in einer sehr feuchten Atmosphäre lebt, zeigt uns das Verhalten der Epidermis und die Vertheilung der Spaltöffnungen auf derselben. Sie zeigt in dieser Beziehung vollständige Uebereinstimmung mit allen übrigen Arten, die darin besteht, dass sie die Spaltöffnungen auf beiden Seiten des Blattes und dort überall gleichmässig vertheilt trägt. In dem Bau der Spaltöffnungen zeigen sich keine besonderen Eigenthümlichkeiten, Nebenzellen sind nicht vorhanden. Nur bei G. densiflora konnte ich bei einem Theile der Spaltöffnungen eine Abweichung von ihrem gewöhnlichen Bau beobachten. Vor Allem fällt diese auf, wenn wir von der Flächenansicht, auf der wir beide Arten von Spaltöffnungen neben einander beobachten können, das Blatt untersuchen. Dabei zeigt sich nun zunächst in der Vertheilung derselben kein Unterschied den anderen Arten gegenüber, was uns aber auffällt, sind die Athemhöhlen derselben.

Gewöhnlich sind dieselben sehr klein und ragen nur wenig über den Umriss der beiden Schliesszellen hinaus. Bei der Hälfte der Spaltöffnungen dieser Art beobachten wir riesig grosse Athemhöhlen, die ungefähr den dreifachen Durchmesser zeigen, wie die beiden Schliesszellen zusammen. So merkwürdig nun auch diese verschiedenartige Ausbildung ist, so wenig bin ich im Stande, dafür eine biologische Erklärung zu geben.

Die normalerweise aus langgestreckten chlorophyllfreien Zellen gebildete Gefässbündelscheide geht auf der Unterseite der Blätter über in ein bei den verschiedenen Arten verschieden stark verdicktes Collenchymgewebe, das bei starken Blattnerven zuweilen schon wenige Zellreihen unterhalb der Gefässbündel seinen Anfang nimmt und nach unten allmählich grössere Ausdehnung erlangt, bei den Arten mit collateralem Blattbündelbau meist schon direct im Gefässbündel selbst beginnt.

Als Anhangsgebilde der Epidermis treten die für die meisten Gunnera-Arten charakteristischen keulenförmigen Haare mit plötzlich abgesetzter Spitze auf (Fig. 3), die nur am Blattrande durch einfache, fadenförmige ersetzt sind. Nur bei G. Hamiltonii, welche eine dicht filzige Behaarung von den übrigen Arten unterscheidet, besteht diese durchwegs aus mehr fadenförmigen Haaren mit nur an der Basis schwach ausgeprägter Verdickung. Ebenso ist bei G. magellanica und G. lobata die Keulenform weniger deutlich wie bei den neuseeländischen Arten. Die Haare dieser Arten gewinnen vielmehr durch ihre starke, gleichmässige Verdickung und gerade Form mehr das Aussehen von Borsten. Charakteristisch für dieselben ist ferner das Auftreten von 4—6 grossen Nebenzellen an ihrer Basis.

Die Blattzipfel und Blattzähne, sowie die auf der Blattfläche selbst direct unterhalb dieser liegenden Blattheile, deren biologische Bedeutung schon im ersten Abschnitte gewürdigt wurde, sind auch anatomisch von den übrigen Theilen des Blattes sehr verschieden. Es zeigt sich bei deren Untersuchung, dass trotz der morphologisch so verschiedenen Ausbildung dieser Organe ihr anatomischer Aufbau vollständige Uebereinstimmung bei den neuseeländischen und südamerikanischen Arten zeigt. Schon ein Flächenschnitt, noch viel mehr aber ein Querschnitt durch dieselben gibt uns über ihren Bau den wünschenswerthen Aufschluss.

Wie bei den von Reinke (2), Merker (4), und Berckholtz (5) untersuchten Arten besteht auch dieses Drüsenpolster aus einem kleinzelligen, mit zahlreichen Aussackungen versehenen und daher

viele Intercellularräume zwischen sich lassenden Epithem, das über den vorher schon besprochenen Gefässbündelendigungen liegt und mit dicht gedrängten Spalten besetzt ist, die schon in ihrem Bau und in ihrer Form von den Luftspalten unterschieden sind (Fig. 2*w*). Die beiden, zusammen annähernd kreisförmigen Umriss zeigenden Zellen, welche die Spalte begrenzen, sind fest in die Epidermis eingefügt, ohne die Beweglichkeit und die dadurch bedingte Verstellbarkeit der Spalte bei den Luftspalten zu zeigen. Die Spalte selbst ist kreisrund, und ihre beiden Begrenzungszellen fallen durch das Vorhandensein grosser, dieselben nahezu vollständig ausfüllender, runder Stärkekörner noch besonders auf. Das unter dem Gefässbündel liegende Gewebe des Blattzahnes ist gewöhnliches Parenchym, wie das des übrigen Mesophylls. Wie die analogen Drüsen bei den anderen Gunnera-Arten, dienen auch diese der Ausscheidung von Wasser, das mit reichlichem Schleim vermischt ist, der in den Intercellularen des Drüsengewebes leicht nachzuweisen ist.

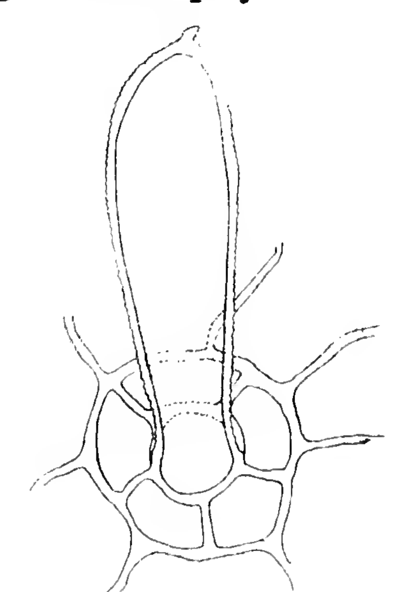


Fig. 3. Haar von der Blattfläche von G. dentata.

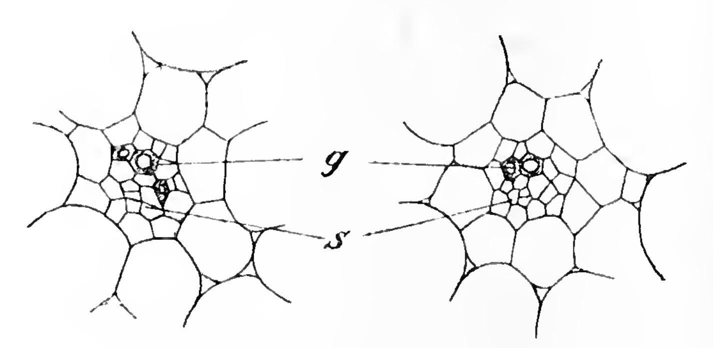


Fig. 4. Die beiden Blattstielnebenstränge von G. dentata. *g* Gefässe, *s* Siebtheile.

Bemerkt sei ferner noch, dass schon an der Spitze der Cotyledonen, die ich bei Keimpflanzen von G. chilensis zu beobachten Gelegenheit hatte, solche Wasserspalten auftreten, die in geringer Anzahl auf den rothgefärbten äussersten Enden derselben angeordnet sind und deren Thätigkeit bei der Cultur unter einer Glasglocke deutlich nachgewiesen werden kann.

Als eine weitere Eigenthümlichkeit der Gunnera-Arten überhaupt erscheint das Vorkommen von Calciumoxalat in Drusenform sowohl in der Blattfläche, wie in den übrigen Organen, in ersterer zuweilen in ungeheurer Menge. Die grossen Krystalldrusen sind in eigenen, mitten im Mesophyll liegenden Zellen mit geringem Schleimgehalt ausgeschieden.

Nur bei G. Hamiltonii finden wir die Ausscheidung von Calciumoxalat fast ganz unterdrückt. In dem Blatte konnte niemals, in den

übrigen Theilen nur äusserst selten eine vereinzelte kleine Krystalldruse wahrgenommen werden. Dafür findet sich aber eine andere Ablagerung, die bei allen übrigen von mir untersuchten Arten fehlt, über die auch in der bisherigen Litteratur über Gunnera keine Angaben vorliegen, und die vor Allem in älteren Pflanzentheilen, meist den Blattstielen, dem Stamm und den Ausläufern anzutreffen ist.

Schon bei oberflächlicher makroskopischer Betrachtung eines Schnittes gewahren wir meist in der Nähe des Gefässbündels, zuweilen auch an beliebigen anderen Stellen des Grundgewebes zahlreiche Zellen, welche durch ihren dunkel erscheinenden Inhalt sich scharf von den übrigen Zellen abheben. Bei starker Vergrösserung lösen sich diese dunklen Massen in eine Menge äusserst feiner, haarförmiger Kryställchen auf, welche theils den Zellwänden aufkrystallisirt sind und dann büschelförmig in das Innere vorspringen, theils auch lose in der Zelle selbst liegen. Auf den ersten Blick macht es daher fast den Eindruck, als handle es sich in denselben um Inulinausscheidung, mit der ihre Krystallisationsform am meisten Aehnlichkeit hat, und die auch, da es sich um Alkoholmaterial handelt, keineswegs unmöglich wäre. Gegen diese Annahme spricht jedoch schon der Umstand, dass in den übrigen Grundgewebezellen grosse Mengen von Stärke abgelagert sind und ein Vorkommen von Inulin neben Stärke meines Wissens bisher nicht beobachtet wurde. Aber auch das Verhalten gegen Reagentien lässt uns keinesfalls mehr im Zweifel, dass es sich nicht um Inulin handelt. Denn während sich dieses erst beim Erwärmen mit Wasser löst, verschwinden diese Krystallbildungen schon beim Liegen des Schnittes in kaltem Wasser oder Glycerin nach 5—10 Minuten und die Zellen, in denen die Ablagerung erfolgt war, erweisen sich vollständig gleichgestaltet und gleichbeschaffen wie die übrigen umliegenden Grundgewebezellen. Ebenso zeichnen sie sich aus durch ihre Löslichkeit in allen Säuren, selbst concentrirter Schwefelsäure, ohne mit letzterer die Bildung von Gypsnadeln zu veranlassen, zum sicheren Beweis, dass kein Calciumsalz, also nicht etwa in Nadelform ausgeschiedenes Calciumoxalat oder Calciumphosphat vorliegt. Weiteres über die Natur der Verbindung konnte nicht ermittelt werden. Jedenfalls handelt es sich um irgend eine organische Verbindung, die, weil für das Leben der Pflanze schädlich, ähnlich wie oxalsaurer Kalk aus dem Organismus ausgeschieden wurde.

Der allgemeine Aufbau des Blattstiels wurde, soweit es den Verlauf der einzelnen Gefässbündel betraf, bereits im zweiten Theile eingehend betrachtet. Das Grundgewebe desselben besteht aus ziemlich

grosszelligen, im Längsschnitt etwas gestreckt erscheinenden parenchymatischen Zellen, die nur nach aussen hin sich allmählich verdicken und schliesslich in ein den ganzen Blattstiel umgrenzendes Collenchym übergehen, das bei den einzelnen Arten verschiedene Mächtigkeit erreicht. Sonst bietet sich nichts Nennenswerthes und es seien daher unsere weiteren Betrachtungen dem Aufbau der einzelnen Stränge gewidmet und dabei mit dem Blattstiel begonnen.

Dabei zeigt sich nun, dass, abgesehen von der Verschiedenheit der einzelnen Arten, soweit sich diese auf die Zahl der den Blattstiel durchziehenden Bündel bezieht, ein allgemeiner Grundplan im Baue der einzelnen Hauptstränge nicht zu verkennen ist und dass die kleineren anatomischen Unterschiede nur mehr oder weniger als Variationen desselben zu betrachten sind.

Der Bau der kleinen Blattstielnebenstränge (Fig. 4), die in den Kanten des etwas abgeflachten Blattstieles parallel mit dem Hauptbündel verlaufen, ist ein sehr einfacher und kann als collateral bezeichnet werden, da gewöhnlich nur eine sehr geringe Anzahl von Gefässen, meist nur 2—5, in etwas halbkreisförmiger Anordnung vorhanden sind, zwischen denen, gegen die Unterseite des Blattstiels gerichtet, ein aus kleinzelligem Gewebe bestehender Siebtheil eingeschlossen ist. Eine besondere Abgrenzung gegen das umliegende Grundgewebe tritt nicht ein, ebenso fehlt ein Festigungsgewebe, das bei den Hauptbündeln zuweilen zu starker Entwickelung gelangt. Kommt nun, wie es manchmal beim Eintritt in die Blattlamina der Fall ist, eine Theilung in diesem kleinen Bündel zu Stande, so geht gewöhnlich nur eine einzige Siebröhre mit wenigen Geleitzellen mit einem, bei grösseren Theilungsstücken höchstens zwei, Gefässen ab, um sich weiter oben mit einem anderen Bündel aufs neue zu vereinigen.

Nun ist aber nicht bei allen Arten mit drei Blattstielbündeln der Bau der Blattstielnebenstränge so einfach, wie er hier für G. dentata geschildert wurde, und wie er für alle neuseeländischen Arten mit Ausnahme von G. Hamiltonii, wo Blattstielnebenstränge überhaupt fehlen, charakteristisch ist. Bei G. magellanica tritt vielmehr schon dadurch eine bedeutende Complication ein, dass bei ihr die Blattstielnebenstränge schon einen concentrischen Bau aufweisen, wie er sonst nur bei den Hauptbündeln vorkommt. Das hier auftretende Bündel ist eine echte Stele im Sinne Van Tieghem's (6) und besteht aus zahlreichen, im centralen Theile des Gefässbündels regellos zerstreut liegenden Gefässen, die von einem Kranze meist deutlich abgegrenzter

Siebtheile eingeschlossen werden (Fig. 5). Eine deutliche Gruppirung der Gefässe gegenüber den Siebtheilen oder gar eine Zusammengehörigkeit mit letzteren zu einzelnen Bündeln ist nicht zu erkennen. Als weitere Eigenthümlichkeit erscheint das Vorhandensein einer, wenn auch schwach ausgebildeten Endodermis mit unbedeutend verdickten und verkorkten Radialwänden, an welche sich nach aussen unmittelbar das grosszellige Grundgewebe des Blattstieles anschliesst. Ein Marktheil ist nicht vorhanden, so dass dieses Bündel sehr auffallende Uebereinstimmung mit dem aufweist, welches Van Tieghem (6) von G. monoica abbildet.

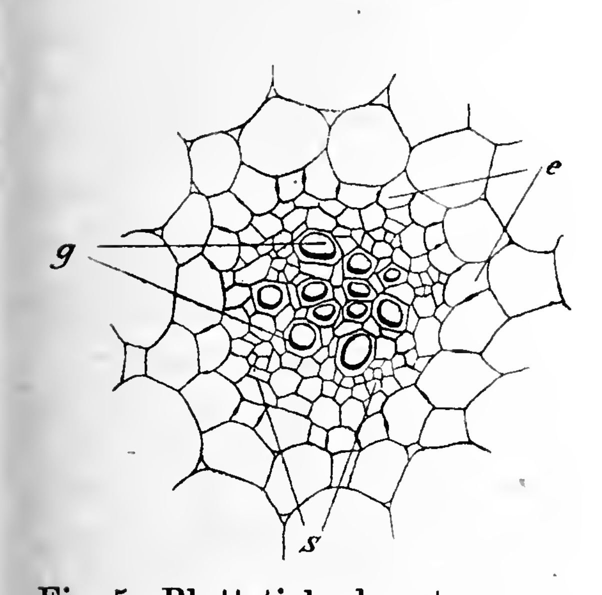


Fig. 5. Blattstielnebenstrang von G. magellanica. Die Gefässe (*g*) nehmen den ganzen centralen Theil des Bündels ein. *s* Siebtheile, *e* Epidermis.

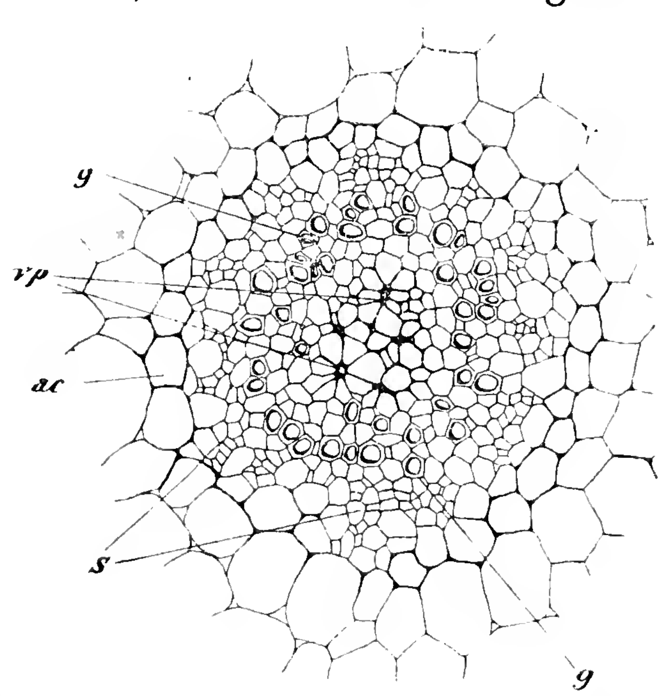


Fig. 6. Blattstielhauptstrang von G. dentata. Gefäss- (*g*) und Siebtheile (*s*) sind in Kreisen angeordnet. *ac* äusserer Collenchymbeleg, *vp* Vasalprimanen und inneres Collenchym.

So verschieden demnach das Verhalten der kleinen Blattstiel-Nebenstränge ist, so verhältnissmässig einheitlich ist der Bau der Blattstielhauptstränge namentlich bei den neuseeländischen Arten, für die wieder G. dentata als Typus gelten möge (Fig. 6). Wie bei den kleinen Bündelchen, so ist auch hier eine Endodermis nicht vorhanden, doch zeigen die dem Gefässbündelcylinder zunächst liegenden Grundgewebezellen die Tendenz, sich als Schutzscheide für das Bündel, zugleich aber als Festigungsgewebe für den ganzen Blattstiel auszubilden, indem dieselben, die sonst unverdickt und sehr grosslumig sind, kleiner werden und collenchymatische Verdickung zeigen. Diese umschliessen dann als ein- oder zwei-, zuweilen, namentlich bei älteren Blattstielen, mehrreihige Kreise das eigentliche Gefässbündel. Dieses ist eine typische Stele, die einen direct unter dem Collenchymbeleg folgenden Kreis von Siebtheilen aufweist, welcher

seinerseits wieder die zahlreichen, gleichfalls in Kreisform angeordneten, jedoch ohne bestimmte Orientirung zerstreut liegenden Gefässe umschliesst. Wenn daher auch, wie schon im Blattstielnebenstrange von G. magellanica, obgleich nicht so deutlich, hier die Zahl der Siebtheile, deren gewöhnlich 10—15 vorhanden sind, im Allgemeinen mit ziemlicher Deutlichkeit wahrnehmbar ist, da sie durch wenige Zellen grosszelligen Parenchyms von einander getrennt sind, so ist es doch in allen Fällen unmöglich, auch bei den Gefässen Gruppen heraus zu gliedern, die mit den betreffenden Siebtheilen zu Einzelbündeln vereinigt werden könnten. Zudem ist der Kreis der Gefässe fast geschlossen und nur hie und da, niemals jedoch an bestimmten Stellen, durch eine oder zwei grössere Parenchymzellen unterbrochen.

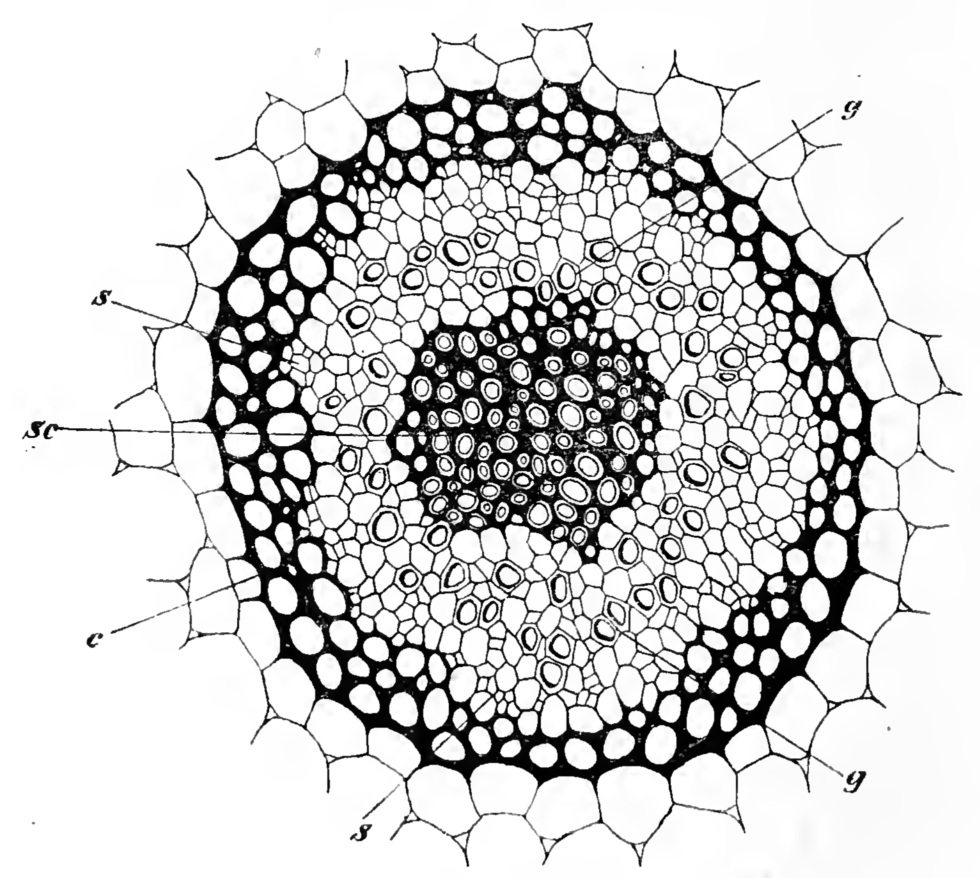


Fig. 7. Blattstielhauptstrang von G. lobata. Gefäss- (*g*) und Siebtheil (*s*) sind in Kreisen angeordnet. Der centrale Theil wird von einem Sklerenchymkern (*sc*) eingenommen. *ac* äusserer Collenchymmantel.

Von besonderem Interesse ist der markständige Theil des Bündels, der im Allgemeinen von wenig verdickten Collenchymzellen gebildet wird. Zwischen diesen eingestreut, fallen jedoch einige kleinere, stärker verdickte Zellen von unregelmässigem Querschnitt auf, um welche sich die Collenchymzellen in sternförmiger Anordnung gruppiren. Man könnte sie zunächst ohne Weiteres für Sklerenchymelemente halten. Die Entwickelung eines Gefässbündels zeigt jedoch, dass es sich in diesen keineswegs um Sklerenchymfasern, sondern vielmehr um zusammengedrückte und ausser Function gesetzte Ge-

fässe handelt, denn junge Blattstiele zeigen noch den ganzen innerhalb des Siebröhrenkreises liegenden Theil des Bündels von zahlreichen, im Grundparenchym zerstreut liegenden Gefässen erfüllt, die in den älteren Blattstielen mehr und mehr verschwinden und schliesslich von dem allmählich immer stärker werdenden Collenchym zusammengedrückt werden. Auch ein Längsschnitt lässt uns zu gleicher Anschauung kommen, denn derselbe zeigt uns in den verdickten Markzellen einige wenige lange, durch spiralige Wandverdickung mit lang ausgezogenen Spiralen versehene Zellen, eben jene markständigen rudimentären Gefässe, die sich von den übrigen, das Gefässbündel zusammensetzenden Gefässen auch dadurch noch unterscheiden, dass letztere mit sehr engen, dicht aufeinander schliessenden spiraligen Wandverdickungen versehen sind.

Etwas abweichend von der bisher besprochenen Gefässbündelzusammensetzung und den Uebergang bildend zu dem complicirteren Bündel bei G. magellanica ist das von G. lobata (Fig. 7). An Stelle der bei den neuseeländischen Arten aus nur wenig verdickten Collenchymzellen bestehenden Schutzscheide, die nach aussen allmählich in das Rindenparenchym übergeht, steht bei dieser Art eine plötzlich gegen das Grundgewebe sich abgrenzende, aus zwei bis drei Zelllagen bestehende Schicht sehr stark verdickter Zellen von collenchymatischem Charakter, die einen äusserst zweckmässigen Schutz für das innerhalb liegende Gefässbündel abgeben und daher hier umsomehr eine Endodermis überflüssig machen. Die Vertheilung von Siebtheilen und Gefässen in zwei concentrischen Ringen tritt auch hier ein, nur mit dem Unterschied, dass letzterer nicht so dicht geschlossen, vielmehr durch zahlreiche, fast jedes Gefäss isolirt stellende Grundgewebezellen zersprengt ist, wodurch eine regellose Zerstreuung der Gefässe bei dieser Art noch viel mehr in die Erscheinung tritt, als das bei den neuseeländischen Arten der Fall war. Der centrale Theil der Stele zeigt dagegen einen durchaus eigenen Charakter. Das collenchymatische Mark mit den Vasalprimanen fehlt hier, ist aber in seiner Gesammtheit ersetzt durch einen ausgedehnten Kern stark verdickter Sklerenchymfasern, die für den hier etwas langen Blattstiel ein kräftiges mechanisches Gewebe mit Biegungsfestigkeit darstellen.

Wenn sich durch diese Verhältnisse G. lobata noch ziemlich eng an den Typus der G. dentata anschliesst, so entfernt sich G. magellanica von demselben schon sehr bedeutend. Wir haben ja auch oben bei Betrachtung der Blattstielnebenstränge schon die Beobachtung gemacht, dass diese Art bezüglich deren Bau ihre eigenen

Wege geht, und finden dieses abweichende Verhalten nun auch im anatomischen Bau des Hauptstranges (Fig. 8). Trotzdem auch hier, wie bei G. lobata, das ganze Bündel von einer sehr stark ausgeprägten, mehrere Zelllagen breiten Collenchymscheide umschlossen ist, kommt hier als besondere Abgrenzung gegen das Rindengewebe ausserdem noch eine, wenn auch wenig entwickelte, aber ihrem Bau nach als Endodermis zu bezeichnende Zelllage zur Ausbildung. Nach innen zu wiederholen sich zunächst die bei den vorhergehenden Arten schon zur Genüge geschilderten Verhältnisse. Dagegen kommt es im mittleren Theile des Gefässbündels zu einer vollständig neuen Ausbildung.

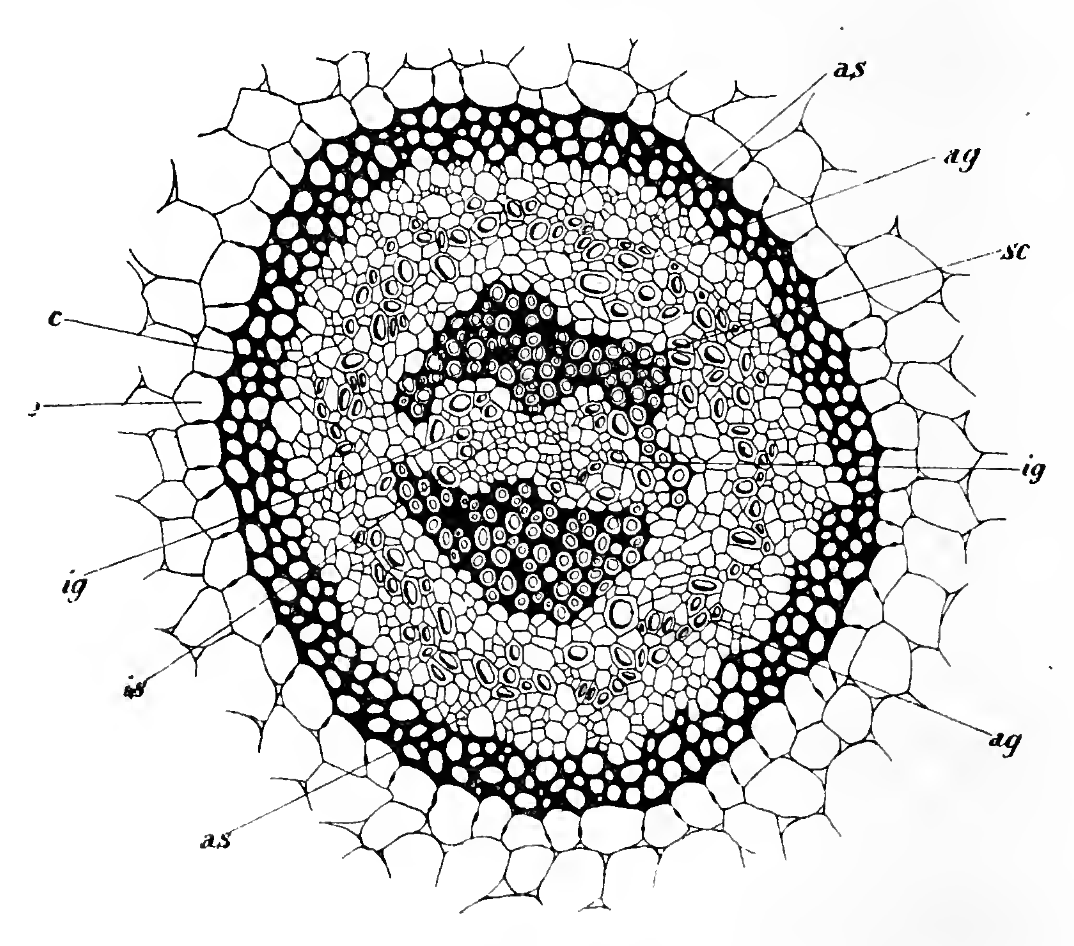


Fig. 8. Blattstielhauptstrang von G. magellanica. Zu dem äusseren Kreise von Siebtheilen (*as*) und Gefässen (*ag*) tritt noch eine centrale Masse von Siebtheilen (*is*), die von Gefässen (*ig*) umschlossen ist. *sc* Sklerenchym, *c* Collenchymring, *e* Endodermis.

Wenn auch das Auftreten von stark entwickelten Sklerenchymmassen sehr an das centrale Festigungsgewebe bei G. lobata erinnert, so ist doch besonders auffallend, dass dieselben nicht den Kern des ganzen Bündels einnehmen, sondern als zwei ausgedehnte, halbkreisförmige Stützpfeiler nach den beiden Seiten des im Querschnitt etwas ovalen Bündels gedrängt sind, so dass also zwischen ihnen noch ein ausgedehnter Gewebecomplex zur Ausbildung gelangen kann.

Was nun diesen betrifft, so ist weiterhin merkwürdig, dass derselbe nicht etwa durch Markgewebe gebildet wird, was bei der Ana-

logie mit ähnlichen Bündeln keineswegs auffallend wäre, sondern im Gegentheil abermals durch Gefässbündelelemente, deren Anordnung jedoch eine umgekehrte ist, wie in den äusseren Theilen, so dass ein Gesammtaufbau des Bündels zu stande kommt, wie wir ihm später bei den Stolonen noch öfters begegnen werden. Einige, in der Mitte durch wenige Grundgewebezellen in zwei grössere Gruppen getrennte Siebtheile werden nach aussen von zwei Seiten her umgrenzt von zahlreichen Gefässen, deren allgemeine Anordnung jedoch nicht in Kreisform vorliegt. Dieselben, durch wenig parenchymatische Zellen von einander getrennt, füllen vielmehr den zwischen den beiden Sklerenchympfeilern frei bleibenden Zwischenraum aus und trennen dadurch deutlich die mittleren Gefässbündel von den äusseren.

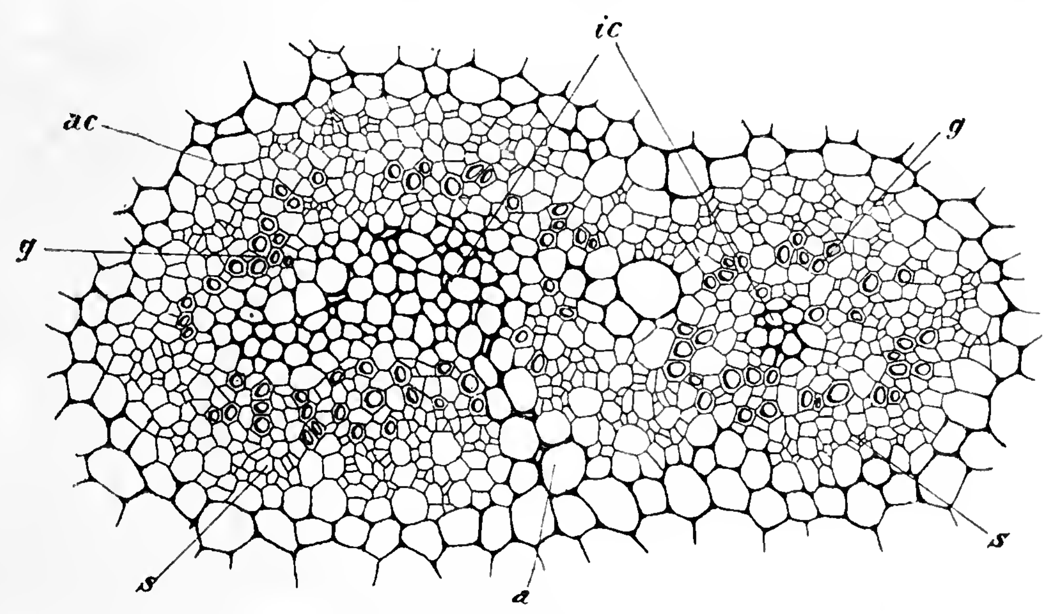


Fig. 9. Theilung des Blattstielhauptstranges von G. dentata in die Blatthauptnerven. Die Tochterbündel sind innerlich schon vollständig getrennt. Bezeichnung wie vor. Fig.

Diese Blattstielbündel nun, deren verschiedenartige Ausbildung uns bisher beschäftigte, nehmen von ihrem Grunde auf einen vollständig gleichmässigen, geraden, durch keinerlei Theilungen oder Verzweigungen gestörten Verlauf, so dass ein Querschnitt durch den Blattstiel auf allen Höhen ein gleiches Bild darbietet. Erst gegen die Blattspreite zu tritt allmählich eine auffallende Verbreiterung des Hauptbündels ein, die durch zahlreicher auftretende Siebtheil- und Gefässelemente und eine zu gleicher Zeit eintretende mächtigere Entwickelung des markständigen Gewebes bedingt wird und mit der hier am Blattspreitengrund vor sich gehenden Theilung des Blattstielbündels in die drei Bündel der Blatthauptnerven im Zusammenhang steht.

Die Vorgänge bei der Theilung soll uns Fig. 9 an G. dentata veranschaulichen. An dem Blattstielhauptbündel, das ursprünglich

einen runden oder doch nur wenig ovalen Querschnitt zeigte, ist an dieser Stelle eine bedeutende Ausdehnung in die Breite eingetreten, zugleich aber macht sich auch in seiner anatomischen Zusammensetzung eine Veränderung bemerkbar, die sich vor Allem in der Vertheilung von Gefässen und Siebtheilen kundgibt, ganz abgesehen von den Verschiebungen, die im Markgewebe eintreten.

Von aussen nach innen gehend, fällt uns zunächst in der Orientirung der Gefässe eine Verschiedenheit gegenüber den Verhältnissen in den unteren Theilen des Blattstiels auf. Diese zeigen hier, namentlich wenn wir den rechten Theil des hier gezeichneten Bündels ins Auge fassen, das Bestreben, sich etwas mehr nach der Mitte zu auszubreiten und zwar so, dass sie der in dem anfangs rein elliptischen Querschnitte des Bündels eingetretenen seichten Einschnürung in der Mitte nachgeben. Diese Einschnürung, die durch Hereindrängen von parenchymatischen und collenchymatischen Elementen von der Seite her bedingt wird, hat unterdessen auch auf das mediane Mark einen Einfluss ausgeübt in der Weise, dass dadurch eine Trennung desselben in zwei Partien, eine rechte und eine linke, bewirkt wurde.

Das Vordringen der Gefässe nach innen geschieht jedoch durchaus nicht regellos, vielmehr sehen wir auf beiden Seiten stets das Bestreben, wieder einen Kreis zu bilden, eine Erscheinung, die namentlich auf der rechten Seite der Figur deutlich hervortritt. Mit der so zu stande gekommenen Drehung der Gefässe nach innen geht aber gleichzeitig eine solche der Siebtheile Hand in Hand und es ist an verschiedenen Stellen deutlich zu beobachten, wie auch die Siebtheile die Bewegung der Gefässe nach innen mitmachen. Eine kurze Strecke laufen nun die so in ihrer Trennung bereits vorbereiteten Bündel neben einander her in gemeinsamer Umgrenzung durch den Collenchymring, bis dieser schliesslich durch das von der Seite her immer mehr hereindrängende parenchymatische Grundgewebe gegen die Mitte des bandförmigen Bündels vorgeschoben wird und dadurch die Trennung bewirkt. Diese wird auch insofern noch bedeutend erleichtert, als schon kurz nach der Differenzirung der beiden Tochterbündel in der Mitte sich collenchymatisches Gewebe bildet, das sich bei der Trennung mit dem seitlich sich vorschiebenden äusseren Collenchymbelege vereinigt und nun einen Theil der Umgrenzungsscheiden der beiden neu entstandenen Bündel darstellt.

Gewöhnlich erfolgt jedoch die Trennung des Blattstielbündels in die drei Hauptnerven des Blattes nicht auf gleicher Höhe des Stieles, sondern meist geht eines etwas früher ab, als das andere und wir

begegnen daher der Scheidung der Bündel an dem einen Theilstücke noch einmal weiter oben. Dieselbe spielt sich in gleicher Weise ab, wie das erstemal. Fig. 10 zeigt das Verhalten des einen aus der eben beschriebenen Theilung hervorgegangenen Tochterbündels. Der Schnitt ist im Vergleich zum vorigen an einer etwas tieferen Stelle geführt und wir sehen daher trotz der schon deutlich wahrnehmbaren Einbiegung des Gefässbündels in der Mitte das markständige Collenchym noch eine zusammenhängende Masse bilden. Zugleich zeigen aber auch schon Gefässe und Siebtheile das auffallende Bestreben, nach der Mitte zu sich in zwei neben einander liegenden Kreisen anzuordnen.

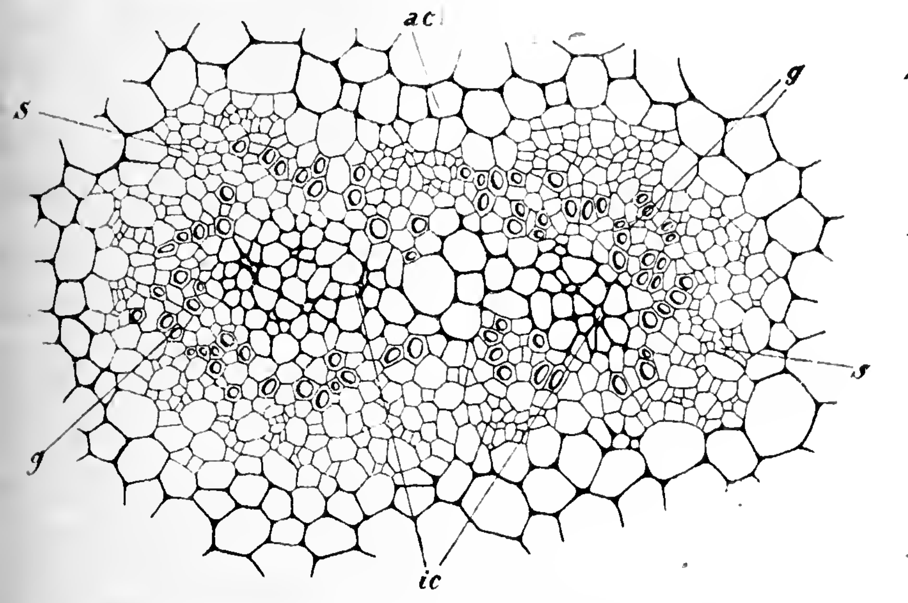


Fig. 10. Zweite Theilung des Blattstielhauptstranges von G. dentata nach Abgang eines Blattnerven. Die Tochterbündel sind im Inneren noch nicht vollständig getrennt.

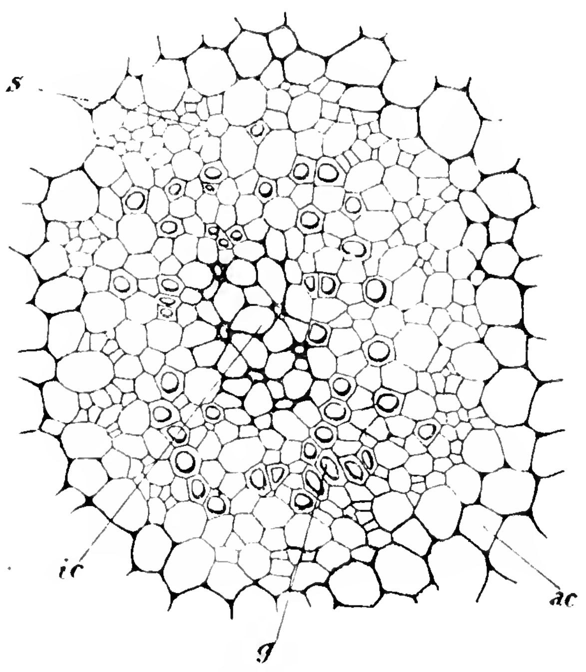


Fig. 11. Concentrisch gebauter Blatthauptnerv von G. arenaria. Bezeichnung wie in Fig. 9.

In der anatomischen Beschaffenheit der so entstandenen Blatthauptnervenbündel tritt nun zunächst im Allgemeinen keine weitere Veränderung mehr ein (Fig. 11). Sie verlaufen gewöhnlich, eine lange Strecke ihren concentrischen Charakter beibehaltend, in der Blattfläche weiter nach oben, erfahren aber, je weiter sie in das Blatt hinein verlaufen und je mehr ihnen zur Bildung kleinerer Seitennerven Bauelemente entzogen werden, eine Veränderung derart, dass sie dadurch die concentrische Structur allmählich verlieren und gegen das Ende zu mehr und mehr collateralen Bau annehmen.

Zuweilen kommt es jedoch vor, dass das Blatthauptbündel schon zu Anfang einen ausgesprochen collateralen Charakter trägt (Fig. 12). Dabei muss jedoch bemerkt werden, dass dieser Fall nicht auf eine besondere Art beschränkt ist, sondern dass es allgemein hie und da zu dieser Ausbildung kommt. Die Art und Weise der Entstehung

wollen wir an G. dentata verfolgen, die auch der Fig. 12 zu Grunde liegt. Wir sehen schon in Fig. 9, dass bei der Differenzirung der einzelnen Bündel vor der Trennung, bei *a* sich von der Seite her ein aus dem collenchymatischen Grundgewebe entstandener Keil von Collenchymzellen gegen den Marktheil des Gesammtbündels vorschiebt und mit diesem sich vereinigt. Dass es sich in dieser Gewebebildung jedoch keineswegs um das die Trennung der beiden neu entstehenden Bündel herbeiführende Gewebe handelt, ist aus der Figur ohne Weiteres deutlich ersichtlich. Es ist vielmehr ein Zellcomplex, der nur in dem linken Theilstücke eine Sprengung des Gefässbündelringes hervorruft. Wie an successiven Querschnitten leicht zu verfolgen ist,

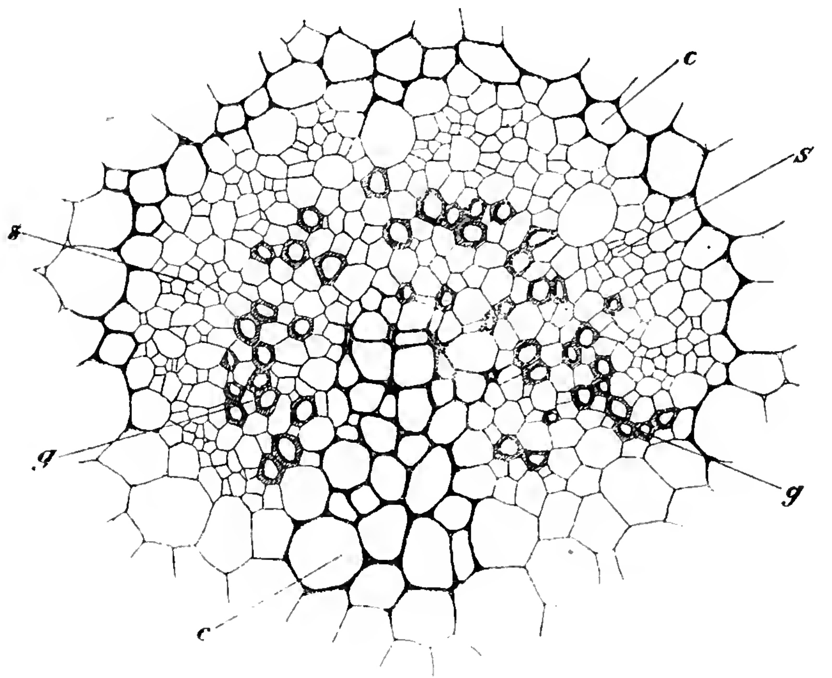


Fig. 12. Collateraler Blatthauptnerv von G. dentata. *c* Collenchym, *g* Gefässe, *s* Siebtheile.

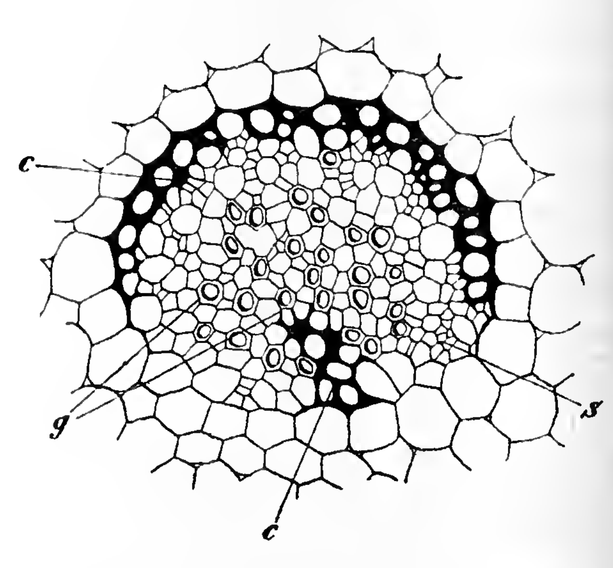


Fig. 13. Blatthauptnerv von G. lobata. Die Gefässe nehmen den ganzen mittleren Theil des Bündels ein. Bezeichnung wie vor. Fig.

verbreitert sich dieser Collenchymtheil nach oben hin mehr und mehr und bewirkt dadurch, dass der ursprünglich normaler Weise als concentrisches Bündel angelegte Strang einen entschieden collateralen Charakter annimmt, den er auch in seinem ganzen Verlaufe durch das Blatt beibehält. Auch in der Anordnuug des äusseren Collenchymbeleges documentirt sich in unzweideutiger Weise seine Collateralität. Ebenso kann bei den zwei anderen seitlichen Blatthauptnerven eine ähnliche Anomalie eintreten, doch ist sie bei diesen in der Regel nicht so deutlich ausgeprägt.

Ich habe absichtlich die Bildung der Blattnerven aus dem Blattstielbündel etwas eingehender behandelt, weil zwar bei den verschiedenen Autoren überall die Thatsache angeführt ist, dass die aus dem concentrischen Blattstielbündel entstehenden drei Hauptnerven gleichfalls concentrischen Bau aufweisen, nirgends jedoch über die Art, wie

diese auffallende Erscheinung zu stande kommt, sich nähere Angaben finden.

Eine an den letzterwähnten Ausnahmefall sich anschliessende Art des Gefässbündelaufbaues im Blattnerven findet sich übrigens auch bei G. lobata, allerdings hier als Regel, jedoch nicht ganz in so typischer Form. Auch bei dieser Art ist an der Basis des Bündels eine keilförmige Ausbildung collenchymatischen Gewebes wahrzunehmen, doch nimmt sie dort nicht so ausgedehnte Dimensionen an, wie im vorhergehenden Falle, schon deshalb, weil ein Markgewebe hier nicht vorhanden, sondern der ganze centrale Theil des Bündels von den Gefässen erfüllt ist (Fig. 13). In noch höherem Grade als durch diesen Collenchymkeil an der Basis gibt sich der collaterale Charakter in der im oberen Theile des Bündels vorhandenen starken Collenchymscheide kund, die den ganzen Gefässstrang halbkreisförmig umschliesst, niemals aber sich mit dem basalen Collenchymkeile vereinigt. Auch dieses Bündel behält in seinem ganzen Verlaufe seinen collateralen Charakter bei, der durch die Abzweigungen zahlreicher Seitennerven nur noch deutlicher zum Ausdrucke kommt.

Der Stamm.

Der Stamm zeigt auf seinem Querschnitte in grosszelligem, nach aussen collenchymatisch verdicktem Grundgewebe eingebettet zerstreut je nach der Höhe, in der der Schnitt geführt wurde, eine verschieden grosse Anzahl von Bündeln, welche den in ihm zusammenlaufenden Blattspursträngen entsprechen, über deren Verlauf und gegenseitigen Zusammenhang wir uns im zweiten Abschnitt bereits eingehend orientirten. Ihre Form, die, je nachdem es sich um direct getroffene Blattspurstränge oder um solche handelt, welche kurz vorher erst aus der Vereinigung mehrerer entstanden sind, eine sehr wechselnde ist, hat auf den anatomischen Bau im Allgemeinen keinerlei Einfluss. Sie alle stellen concentrische Bündel dar vom Bau der Blattspurstränge. Nur an der Stelle, an welcher die Vereinigung sämmtlicher Bündel zu einem einheitlichen Strange stattfindet, der sich weiter nach unten in den Stolonen fortsetzt, gewinnt sein Querschnitt ein wesentlich anderes Bild. Auch bieten in dieser Region die einzelnen Arten mitunter recht erhebliche Differenzen, auf die erst bei der Besprechung der Ausläufer näher eingegangen werden soll.

Die Inflorescenzachse.

Die gleichen Verhältnisse wie der Stamm zeigt auch die Inflorescenzachse, und da Anordnung und Vertheilung der Bündel genau

so befunden wurde, wie sie Van Tieghem (6) für G. magellanica angibt, von welcher mir selbst Blüthenstände nicht zur Verfügung standen, kann ich auf dessen Abhandlung hinweisen. Querschnitte in verschiedenen Höhen der Blüthenstandsachse zeigen uns sehr wechselnde Bilder. An der Basis liegen in dem grosszelligen Grundgewebe eingebettet gewöhnlich noch zwei, weiter unten, wenn sich der Blüthenschaft bereits mit dem Stamme vereinigt hat, nur mehr ein Bündel, während weiter nach oben zu ihre Zahl bedeutend zunimmt, in demselben Verhältniss aber ihre Ausdehnung sich verringert. Es kommen der Reihe nach Regionen mit 2—4 grösseren und mehreren kleineren Bündeln, deren Verhältniss jedoch, je weiter wir nach oben kommen, sich allmählich umkehrt, so dass schliesslich gegen die Spitze des Blüthenstandes zu nur mehr ganz vereinzelte kleine erscheinen, deren Zahl zum Schlusse bis auf eines, das Gefässbündel der Endblüthe, heruntergeht.

In ihrer anatomischen Beschaffenheit stimmen sie mit den bisher kennen gelernten Blattstielbündeln vollständig überein, nur ist eine Ausbildung des Festigungsgewebes gewöhnlich unterblieben. Ein Mark findet sich nur bei den grösseren. Bei den analog den Blattstielnebensträngen gebauten kleinen Blüthenstielbündelchen, die nur wenige Gefässe und einen Siebtheil enthalten, kommt eine Markbildung nicht zu stande.

Erwähnung verdient ferner die Thatsache, dass der Blüthenschaft, ebenso wie der Stamm und vor Allem die Stolonen namentlich bei einigen Arten, z. B. bei G. Hamiltonii, als Reservestoffbehälter dienen, da ihre Zellen dicht mit grossen runden Stärkekörnern ohne deutliche Schichtung vollgepfropft sind.

Die Stolonen.

Schon im ersten Theile wurde hervorgehoben, dass alle untersuchten Arten sich durch das Verhandensein von Ausläufern auszeichnen. Dieselben verdienen wegen ihrer verschiedenartigen Ausbildung bei den einzelnen Arten ganz besondere Beachtung, namentlich da sie Bauverhältnisse aufweisen, die uns bisher nur vorübergehend und weniger charakterisch bei einer Art vorgekommen sind. Nun sind zwar, wenn wir die früher erschienenen Arbeiten durchgehen, die Bauverhältnisse der Ausläufer scheinbar bei allen Gunneraarten analoge, ihre Entstehungsweise jedoch ist eine sehr abweichende. Schon Merker (4) hat bei G. macrophylla das Vorhandensein von bicollateralen Strängen im Ausläufer nachgewiesen und auch unsere

Arten zeigen bei flüchtiger Betrachtung so gebaute Stränge; wenn wir jedoch ein Bündel analysieren, so zeigt sich, dass die Bezeichnung bicollateral hier ohne Zweifel unangebracht ist.

Beim Studium der Structurverhältnisse finden wir nun, dass, mit Ausnahme von G. Hamiltonii, die Gefässbündelcylinder in den Stolonen bei allen neuseeländischen Arten vollständig übereinstimmend gebaut sind, weshalb die einzelnen, die Beschreibung erläuternden Figuren verschiedenen Arten entnommen wurden. Nur G. lobata und magellanica zeigen auch hier wieder Abweichungen.

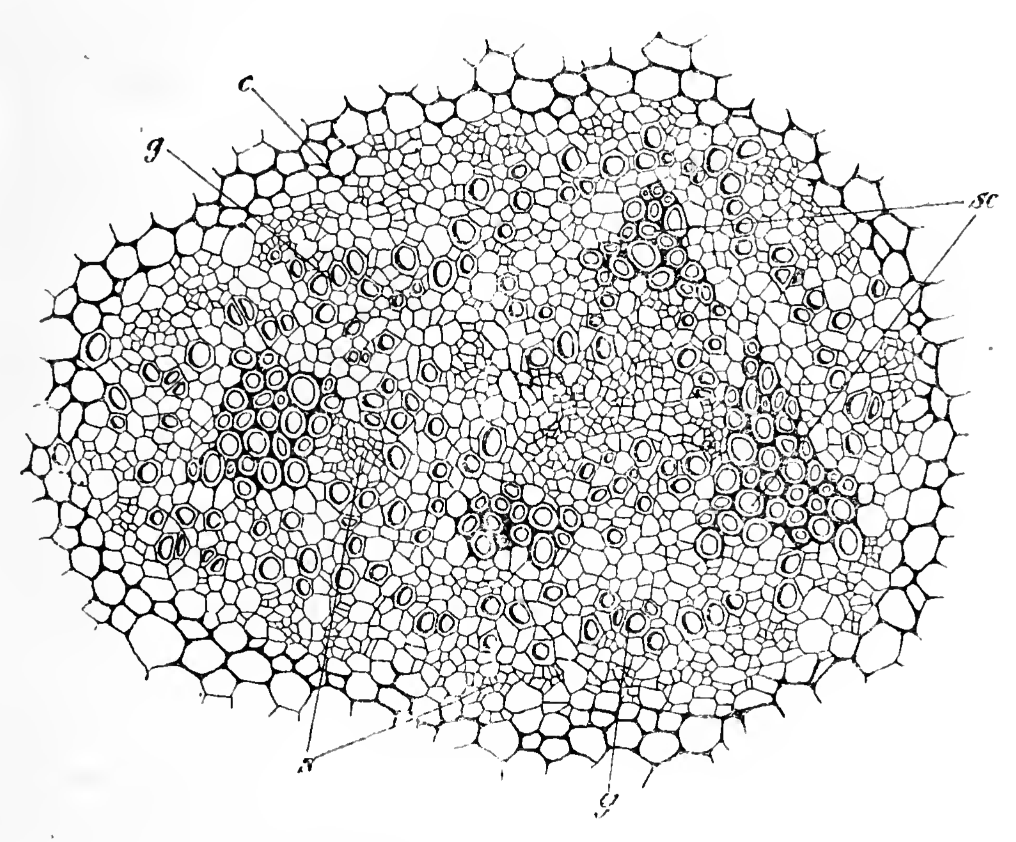


Fig. 14. Gefässbündel des Ausläufers von G. microcarpa kurz vor dessen Austritt aus dem Stamm. Die Gefässe (*g*) und Siebtheile (*s*) liegen zerstreut auf dem Querschnitt. *sc* Sklerenchym, *c* Collenchym.

Mit der Betrachtung der neuseeländischen Arten beginnend, müssen wir gleich von vornherein unterscheiden, ob wir es mit jungen oder alten Ausläufern zu thun haben, anderseits aber auch darauf Rücksicht nehmen, an welcher Stelle der Schnitt geführt wurde, ob kurz nach dem Verlassen des Stammes oder an sonstiger beliebiger Stelle seines Verlaufs, denn wir werden uns überzeugen, dass wir, je nachdem uns einer der vier Fälle vorliegt, zuweilen vollständig andere Bilder bekommen.

Zunächst wollen wir uns mit dem Bündel von G. microcarpa beschäftigen kurz vor dem Austritt des Ausläufers aus dem Stamm. Dasselbe bietet, wie schon gelegentlich des Stammaufbaues kurz erwähnt wurde, ein ganz eigenartiges Bild, welches an das erinnert, was Merker (4) für die „Platten“ bei G. macrophylla schildert,

denen diese Bildung wohl auch als analog bezeichnet werden kann. Von aussen nach innen gehend (Fig. 14) begegnen wir, allmählich sich aus dem grosszelligen Grundgewebe herausbildend, einer aus mehreren, gewöhnlich 1—3, Zelllagen bestehenden Festigungsscheide in Form von collenchymatisch verdickten Zellen, deren Vorhandensein auch bei den bisher betrachteten Bündeln ein nie fehlendes Merkmal war. In der Beschaffenheit des übrigen Centralcylinders jedoch fällt uns ganz besonders die unregelmässige Anordnung ihrer sämmtlichen Elemente auf. Zwar ist noch in der Peripherie direct unter dem Collenchymmantel eine kreisförmige Gruppirung von Siebtheilen ziemlich deutlich wahrzunehmen, aber schon bei der Betrachtung der Gefässvertheilung lässt uns die bisher gewohnte Art und Weise, auch die Gefässe in einem Kreise angeordnet zu finden, ziemlich im Stich, wenn auch gerade nicht zu verkennen ist, dass sich mit einiger Phantasie auch bei diesen ein Kreis construiren lässt, dessen einzelne Theile durch dazwischen tretendes Parenchym von einander getrennt worden wären. Wie wir wissen, kommt ja auch bei den in ziemlich geschlossenen Kreisen angeordneten Gefässen der bisher betrachteten Stelen zuweilen eine Trennung durch wenige Zellen des Grundgewebes vor und man könnte hier nicht mit Unrecht eine etwas weitergehende Ausbildung dieser trennenden Parenchymzellen annehmen. Weiter nach innen jedoch hört eine Vergleichung mit analogen Fällen auf, denn der ganze centrale Theil des Bündels setzt sich zusammen aus einer wirr durcheinanderliegenden Masse theils grösserer Grundgewebezellen, theils aber auch vereinzelter oder zu kleineren Gruppen vereinigter Gefässe und Siebtheile, bei denen eine gegenseitige Zusammengehörigkeit niemals zu erkennen ist.

Wie von Merker (4) an G. macrophylla nachgewiesen wurde, rollen sich beim Zusammentreffen der einzelnen aus den Blättern kommenden Gefässbündelstränge diese auf und liefern auf diese Weise, je nach ihrer ursprünglichen Beschaffenheit, theils Stränge von concentrischem, theils solche von bicollateralem Baue. Eine Analogie mit dieser Erscheinung finden wir allerdings auch bei einer der untersuchten Arten, G. Hamiltonii, die uns jedoch erst später eingehender beschäftigen soll. Hier dagegen treten die aus den Blättern kommenden Stränge zunächst eine kurze Strecke weit ganz unregelmässig zusammen, ohne sich vor der Vereinigung noch einem besonderen Modus aufzuschliessen, weshalb durch die Anhäufung der einzelnen Bündelelemente an einer einzigen, nicht sehr ausgedehnten Stelle dieser eigenartige Aufbau zu stande kommt. Erst später gruppiren

sich die einzelnen Theile regelmässig, wie uns ein Schnitt an anderer Stelle des Ausläufers zeigt.

Bevor ich jedoch auf dessen weiteren Bau eingehe, sei noch auf das Vorhandensein eines starken Festigungsgewebes im Innern des Bündels in Form ziemlich ausgedehnter Sklerenchymmassen hingewiesen, die gleichfalls in unregelmässiger Anordnung auf dem Bündelquerschnitt vertheilt zu sein scheinen. Ein Vergleich mit später zu betrachtenden Bündeln jedoch überzeugt uns, dass trotzdem wenigstens zum Theil eine gewisse Orientirung vorhanden ist, die sich namentlich in der Stellung der beiden seitlichen Stützpfeiler erkennen lässt.

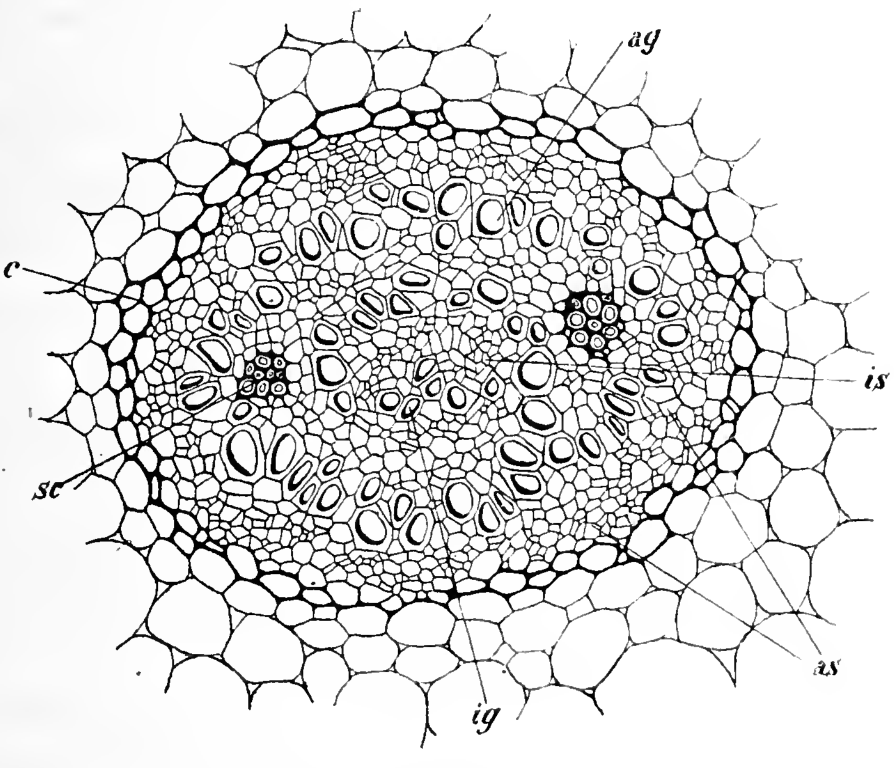


Fig. 15. Gefässbündelaufbau eines jungen Ausläufers von G. dentata. Gefässe (*ag* und *ig*) und Siebtheile (*as* und *is*) sind in concentrischen Kreisen angeordnet. *c* Collenchym, *sc* Sklerenchym.

Betrachten wir nun daran anschliessend einen Querschnitt durch einen jungen Ausläufer von G. dentata (Fig. 15). In ein grosszelliges, nach aussen hin mit einem mehrzelligen Collenchymring gefestigtes Grundgewebe eingebettet liegt ein in normaler Weise durch den Collenchymbeleg eingeschlossenes, einzelnes Bündel von runder oder etwas ovaler Form, das wie das vorher betrachtete durch keine besondere Endodermis gegen das äussere Grundgewebe abgegrenzt ist.

In seinem Bau zeigt dasselbe eine auffallend regelmässige, an die eines bicollateralen Bündels erinnernde Anordnung seiner einzelnen Elemente. Auf die niemals fehlende Collenchymschicht folgt zunächst meist ein gewöhnlich nur aus einer einzigen oder zwei Zelllagen bestehender Pericykel, welcher die sich hier schon deutlich in Kreisform gruppirten Siebtheile, 10—20 an der Zahl, umschliesst. Ein

ebenso deutlicher, wie bei den Blattstielen durch einzelne parenchymatische Zellen hie und da unterbrochener Ring von Gefässen folgt nach innen. Soweit sind uns die Verhältnisse bekannt. Der mittlere Theil stimmt nun mit keiner der bisher besprochenen Gefässbündel überein, erinnert jedoch einigermassen an die Ausbildung des Bündels, das wir im Blattstiel von G. magellanica angetroffen haben. Durch eine aus mehreren Zelllagen sich zusammensetzende Schicht parenchymatischer Zellen gegen das äussere Bündel abgegrenzt, findet sich

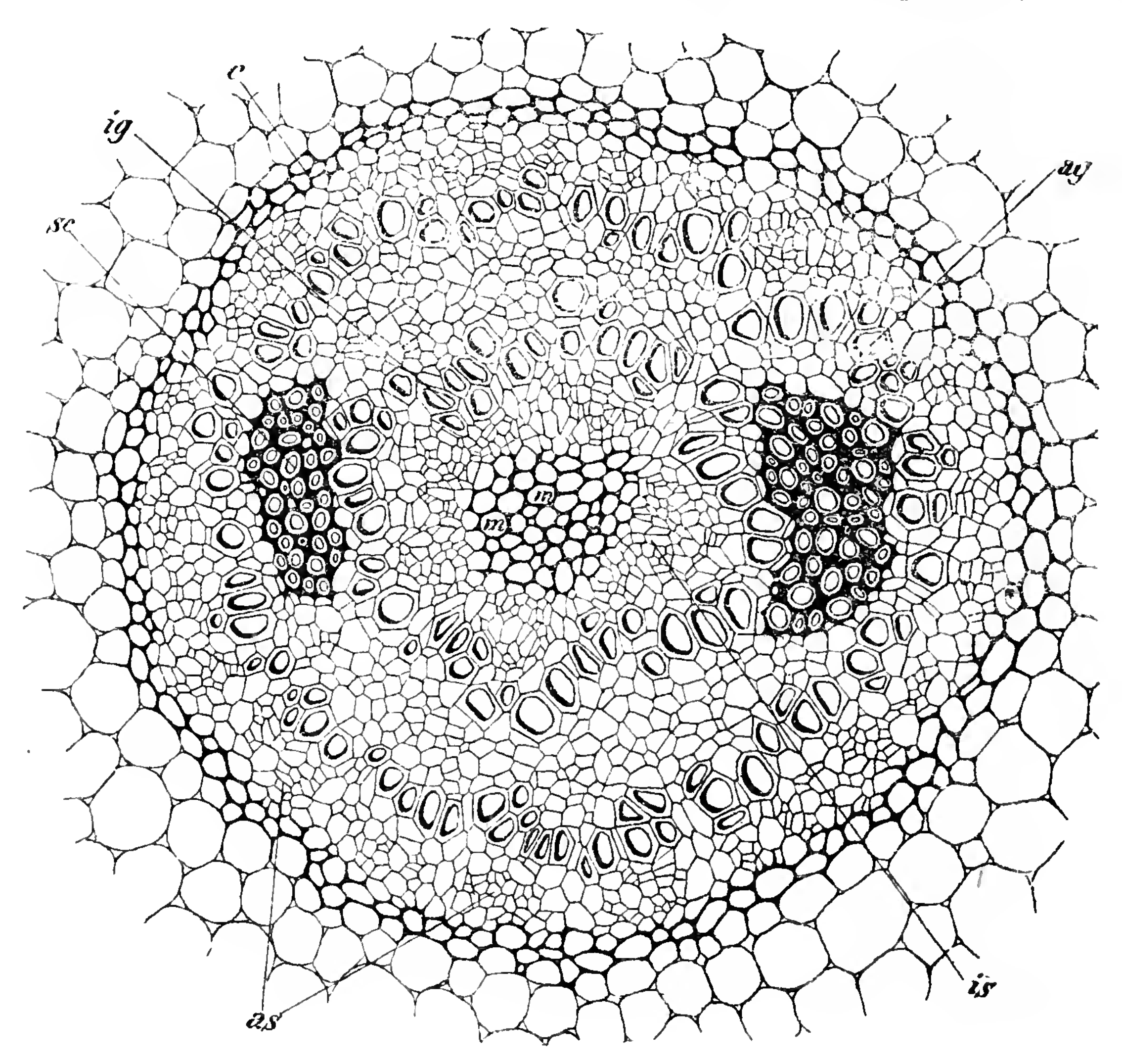


Fig. 16. Stele eines alten Ausläufers von G. densiflora, zusammengesetzt aus zwei concentrischen Gefässbündelringen. Bezeichnung wie vor. Fig. *m* Collenchymatisches Mark.

nach innen zu ein zweiter Bündelcylinder, der jedoch die umgekehrte Lage seiner Theile, wie der äussere aufweist. Ein ebenso deutlicher Kranz von Gefässen umschliesst den centralen Theil des ganzen Bündels, der aus mehreren nicht deutlich getrennten Siebtheilgruppen besteht. In der die beiden Gefässbündelcylinder trennenden Parenchymschichte finden wir auch wieder zu beiden Seiten jene Gruppen von Sklerenchymfasern, die ihrer Stellung nach den beiden im vorher besprochenen Gefässbündel namhaft gemachten Sklerenchymleisten entsprechen und, da weitere fehlen, ihren Ursprung aus der Verschmelzung der dort vorhandenen vier deutlich erkennen lassen.

Dieser Aufbau erinnert nun allerdings sehr an den eines bicollateralen Bündels. Dass es sich in demselben jedoch keinesfalls um ein solches handelt, erweist schon die Thatsache, dass durch das parenchymatische Gewebe, das zwischen die Gefässtheile eingeschoben ist, eine unzweideutige Trennung in zwei sichtlich von einander ganz unabhängige Bündel eingetreten ist.

Mit dem Alter der Stolonen ändert sich in ihrem anatomischen Aufbau nur sehr wenig. Naturgemäss nimmt die Mächtigkeit des Festigungsgewebes, so namentlich der Sklerenchymbalken zu, auch das die beiden Gefässcylinder trennende Parenchym gewinnt an Ausdehnung und bewirkt daher eine noch viel deutlichere Auseinanderhaltung zweier, von einander unabhängiger Bündel. Als wesentliche Veränderung kann nur das Auftreten eines aus verdickten Zellen von collenchymatischem Charakter bestehenden Markes angesehen werden (Fig. 16).

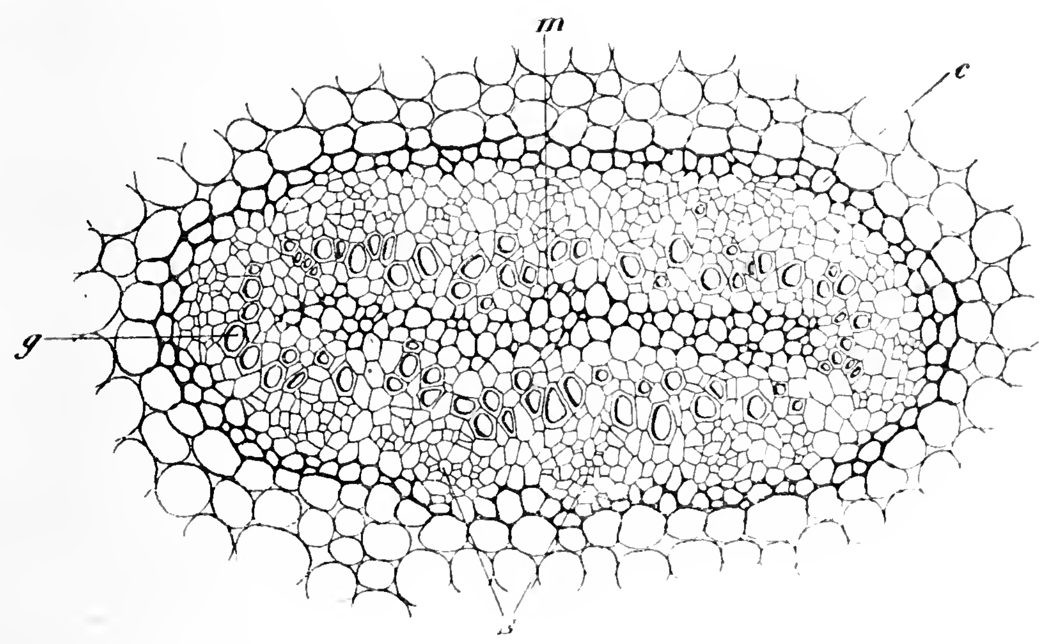


Fig. 17. Stele im Ausläufer von G. Hamiltonii nur aus einem einzigen Ringe von Gefässbündeln bestehend. *e* Endodermis, *c* Collenchymbeleg, *s* Phloëmring, *g* Gefässring, *m* collenchymatisches Mark.

Vollständig verschieden davon ist nun der Bau der Stele des Ausläufers von G. Hamiltonii, bei welchem auch eine Verschiedenheit in der Zusammensetzung an verschiedenen Stellen nicht wahrzunehmen ist. Schon im Stamm finden wir die gleiche Anordnung wie später im Ausläufer, im jungen die gleichen wie im alten, eine Thatsache, die darin ihre Erklärung findet, dass bei dieser Art der Zusammenschluss der einzelnen Blattspurstränge zum einheitlichen Stamm- und Ausläuferbündel in gleicher Weise erfolgt, wie es für G. macrophylla von Merker (4) nachgewiesen wurde, indem die einzelnen Blattspurstränge sich vor ihrer Vereinigung theilweise aufrollen und dadurch

nach der Vereinigung ein einheitliches, regelmässig angeordnetes Bündel darstellen (Fig. 17).

In den nach der Aussenseite des Ausläufers sich nur wenig verändernden Grundgewebezellen, die durch vollständige Füllung mit grossen Stärkekörnern deutlich ihre Bestimmung als Reservezellen kundgeben, liegt in dem kreisrunden Querschnitte ein breit bandförmiges Gefässbündel, das sich von den bisher betrachteten Stolonensträngen schon durch das Vorhandensein einer Endodermis unterscheidet, ausserdem aber Verhältnisse darbietet, die ganz und gar mit denen übereinstimmen, die wir sonst bei den Stelen der Blattstiele angetroffen haben. Collenchym-, Siebtheil- und Gefässring in aufeinanderfolgenden concentrischen Kreisen schliessen ein collenchymatisch verdicktes Markgewebe ein. Ein doppelter Kranz von Gefässbündelelementen und somit ein innerer Gefässbündelcylinder ist hier nicht vorhanden.

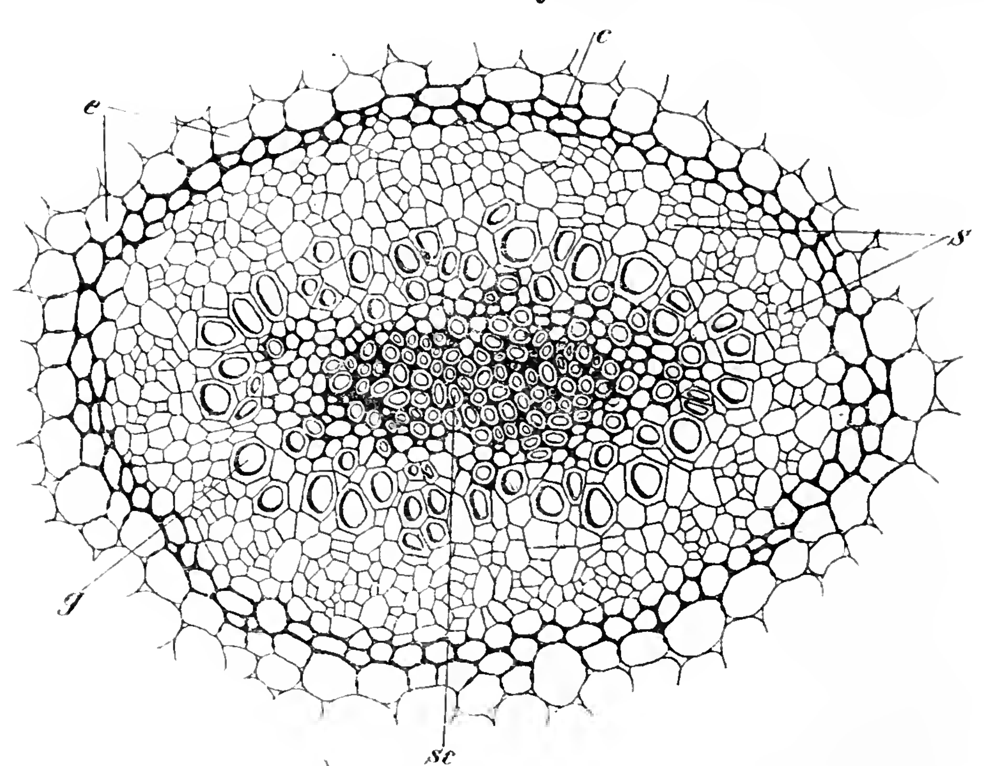


Fig. 18. Gefässbündel des Ausläufers von G. lobata. Bezeichnung wie vor. Fig. *sc* Sklerenchym.

Eng an die Gefässbündelausbildung bei G. Hamiltonii schliesst sich die von G. lobata, wenigstens in den jüngeren Stolonen, an, die sich ja auch in anderen Beziehungen in deutlich ausgeprägter Weise an jene anlehnt. Auch ihre Ausläufer sind von einem allerdings mehr walzenförmigen Bündelstrang durchzogen, bei dem, wie schon im Blattstiele die Ausbildung eines starken sklerenchymatischen Festigungsgewebes deutlich in den Vordergrund tritt. Schon wenn wir von dem Rande des Ausläufers nach innen gehen, treffen wir auf eine sehr stark verdickte Epidermis, unter welcher eine mächtig entwickelte, aus Collenchym gebildete Festigungsscheide folgt, die all-

mählich in unbedeutend verdicktes Parenchym übergeht. Der in seinem Centrum liegende Gefässbündelcylinder (Fig. 18) ist wie bei der vorigen Art gegen das Rindengewebe abgeschlossen durch eine deutliche Endodermis, auf welche in gleicher Aufeinanderfolge wie bisher Siebtheile und Gefässe folgen. Den medianen Theil nimmt ein allmählich in einen starken Sklerenchymkern übergehendes Collenchym ein.

Bemerkt sei noch, dass die Bildung dieses Bündels, so gross auch die Aehnlichkeit mit G. Hamiltonii ist, nicht auf dieselbe Weise erfolgt wie bei dieser, vielmehr so wie bei den übrigen neuseeländischen Arten, nur mit dem Unterschiede, dass hier die schliessliche Gruppirung der einzelnen Gefässbündelelemente nur in einem einzigen Kreise stattfindet.

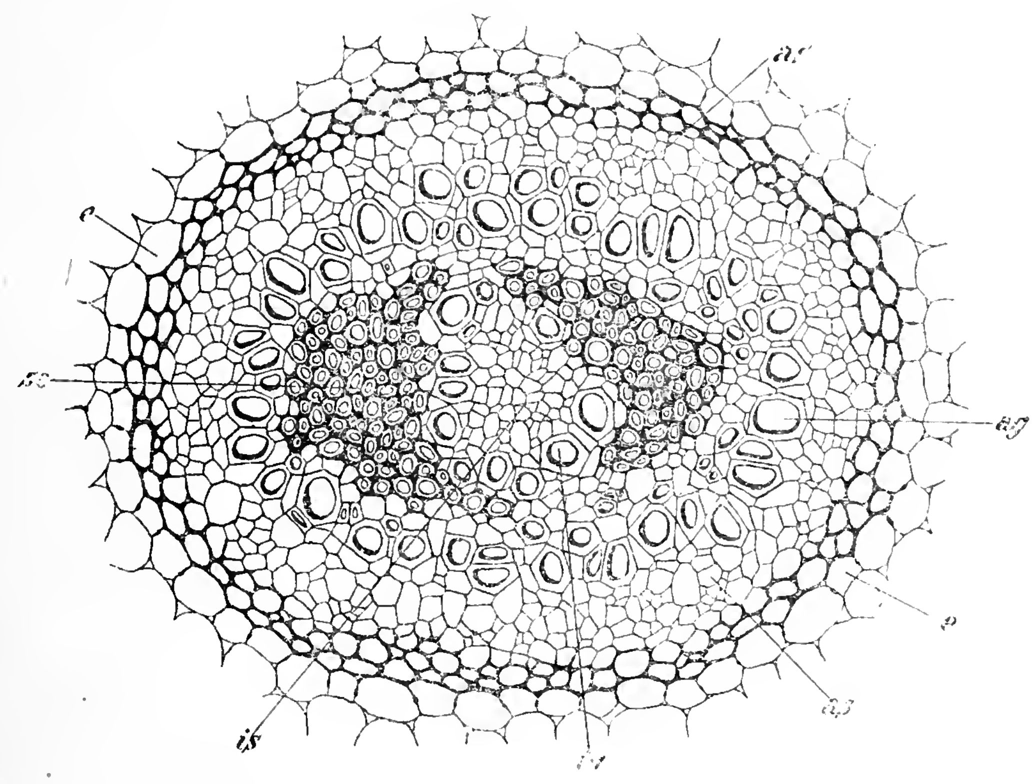


Fig. 19. Gefässbündel eines stärkeren Ausläufers von G. lobata. Das centrale Sklerenchym ist getrennt durch einen Kreis von Gefässen mit centralen Siebtheilen. Bezeichnung wie Fig. 15 *e* Endodermis.

Dass daher thatsächlich, namentlich wenn einige Stränge etwas weiter herunterlaufen, auch zuweilen die Ausbildung der Stele nach Art der bei den neuseeländischen Formen auftretenden, zu stande kommt, zeigt uns Fig. 19 von einem etwas dickeren und älteren Ausläufer. In den äusseren Theilen ist allerdings keinerlei Veränderung eingetreten, um so mehr kommt eine solche jedoch im mittleren Theile des Cylinders zum Ausdrucke. Das in dem jüngeren Ausläufer hier befindliche Sklerenchym erfährt in seiner Mitte eine Theilung, wodurch zwei halbkreisförmige Theilstücke gebildet werden, die uns an die bei den neuseeländischen Arten gleichfalls vorhandenen beiden

Stützpfeiler aus Sklerenchym erinnern, die auch dort an den beiden Seiten des Bündelquerschnittes angeordnet waren. Mit dieser Theilung im Zusammenhange steht dann das Auftreten eines Kranzes von Gefässen, der mehrere Siebtheilgruppen einschliesst, so dass auch hier ein in den ersten eingeschobener zweiter, aber umgekehrter Gefässcylinder entsteht, der für die neuseeländischen Arten so charakteristisch ist.

Den letzten und zwar vollständig isolirt dastehenden Typus finden wir bei G. magellanica, bei der, wie auch schon Reinke (2) kurz erwähnte, der Querschnitt der Ausläufer mehrere in Zahl und Grösse bei ein und demselben Ausläufer wechselnde Gefässbündelstränge aufweist. Schneiden wir einen der langen Stolonen an verschiedenen Stellen durch, so zeigt er an den einzelnen Schnittflächen ein sehr variirendes Bild; bald sind es nur 3, bald 4—6, ja sogar 7 Stränge, die ihn durchziehen, eine Erscheinung, die dadurch bedingt wird, dass dieselben theilweise mit einander anastomosiren und nach kurzer Vereinigung sich wieder trennen. Es ist klar, dass dadurch auch ihre Form, die bald rund, bald oval, bald halbkreisförmig ist, beeinflusst wird. Ihr Bau ist jedoch trotz der Verschiedenheit der Form ein sehr einheitlicher, nämlich der des typischen Blattstiels, dem er auch in dem Auftreten eines centralen Festigungskernes von Sklerenchym nahe kommt, der sich bei dickeren Strängen vorfindet, bei den kleineren aber durch collenchymatisches Mark ersetzt ist.

Das Grundgewebe des Ausläufers ist sehr regelmässig ausgebildet, ohne dass seine Zellen nach aussen hin in ein besonderes Collenchym übergehen.

Wenn wir nach Gründen suchen, die eine so weitgehende Ausbildung des Leitbündelsystems bei G. magellanica den anderen Gunneraarten, die zur Untersuchung gelangten, gegenüber, zur Folge haben, so liegt meiner Ansicht nach der Hauptgrund nur in der zunehmenden Grösse, denn die kleinen neuseeländischen Arten und ebenso G. lobata haben doch offenbar kein so dringendes Bedürfniss, ein besonders stark ausgebildetes Stranggewebe zu entwickeln, wie die doch schon bedeutend stattlichere G. magellanica, die in diesem Verhalten eine deutliche Mittelstellung zwischen den kleinen Arten und den grossen kundgibt.

Die Wurzel.

Die Wurzel sämmtlicher untersuchter Arten mit Ausnahme von G. lobata, auf die etwas näher eingegangen werden muss, ist sehr

einfach gebaut. Ein dünnwandiges, im Allgemeinen nicht besonders differenzirtes Rindenparenchym umschliesst den gleichfalls sehr einfachen, jedenfalls normal gebauten Centralcylinder, der durch eine Endodermis abgegrenzt ist und triarche bis pentarche Ausbildung aufweist. Ein Mark ist nur in jungen Wurzeln vorhanden. Später tritt zuweilen in den Randtheilen des Rindenparenchyms eine unbedeutende Verdickung der Zellwände ein, wie sie auch von Reinke (2) für die Wurzeln von G. magellanica angegeben wird, bei der ich aber gerade auch bei sehr alten Wurzeln eine solche Veränderung nicht beobachten konnte, viel weniger noch in dem Maasse, wie es Reinke schildert, wonach durch eine starke Verdickung der äussersten Zellen des Rindenparenchyms in diesem eine deutliche Trennung in zwei Schichten eintreten würde.

Vollständig anders gebaut dagegen ist die Wurzel von G. lobata (Fig. 20). Was dieselbe besonders auffallend macht den anderen Arten gegenüber, ist die Ausbildung des Rindengewebes. An demselben sind deutlich vier Theile zu erkennen, die scharf gegen einander abgegrenzt sind. Unter der dünnwandigen Epidermis, die mit langen Wurzelhaaren besetzt ist, folgt eine aus gleichfalls dünnwandigem Parenchym bestehende 2—3 Zellreihen breite Schicht, auf welche deutlich abgegrenzt meist vier Reihen stark verdickten Collenchyms, dann wieder mehrere Lagen Parenchym mit grösseren Intercellularräumen folgen, während der innerste Theil aus einer einzigen Reihe wieder dicht aneinander schliessender, aber in radialer Richtung deutlich gestreckter Parenchymzellen besteht. Angrenzend an diese Zelllage folgt eine aus kleinen Zellen gebildete, schwach entwickelte Endodermis, die unter einem 1—2 Zellreihen breiten Pericykel liegend

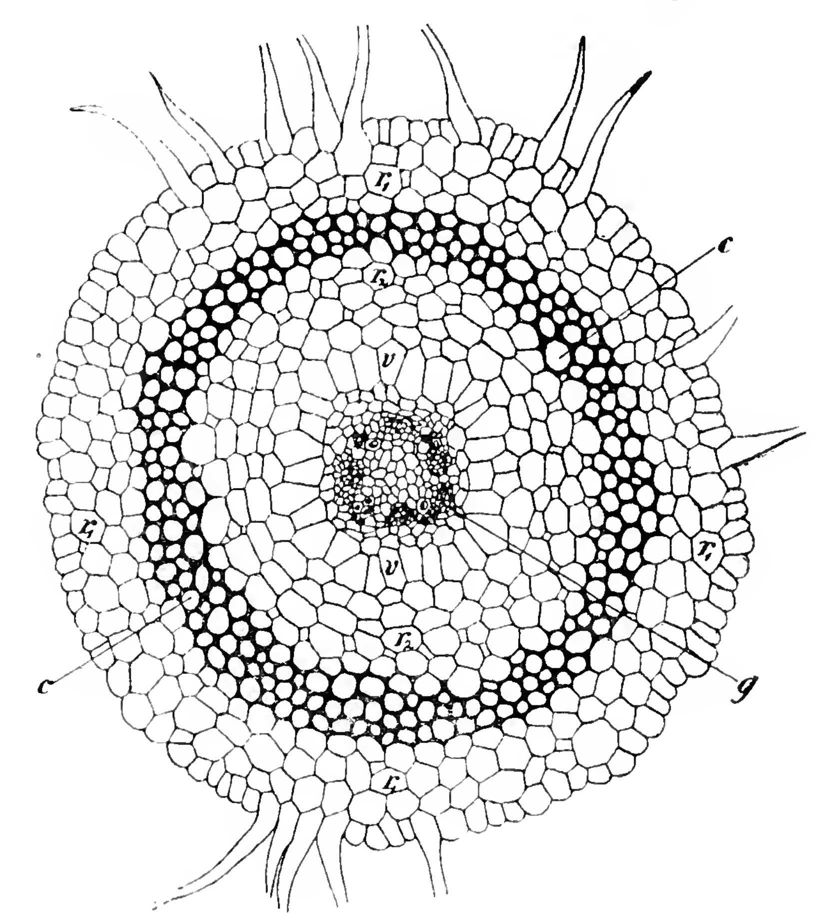


Fig. 20. Wurzelquerschnitt von G. lobata. Die Rindenschicht ist durch einen Collenchymring (c) in zwei Theile (r_1 und r_2) geschieden. v Schicht radial verlängerter Zellen, g das von einer Endodermis umschlossene Gefässbündel.

ein triarch bis pentarch ausgebildetes Gefässbündel umschliesst. Der centrale Theil wird von kleinzelligem Marke eingenommen.

IV. Blüthenverhältnisse und Embryoentwickelung.

In seiner Arbeit über die Entwickelungsgeschichte der Blüthe von G. chilensis sagt Kellermann (7) gelegentlich der Frage der Embryosackbildung, es sei wegen der grossen Mengen Gerbstoff im Gewebe der Samen eine Untersuchung der unmittelbaren Folgen der Befruchtung und der Entwickelungsstadien des Embryosackes unmöglich. Nun hatte ich schon bei der Untersuchung der Blüthen der neuseeländischen Arten die Wahrnehmung gemacht, dass, trotzdem dieselben in den Geweben der vegetativen Organe auch erhebliche Mengen von Gerbstoff aufwiesen, der jedoch der Beobachtung niemals hindernd im Wege stand, in den Blüthen und im Gewebe der Fruchtknoten nur mässig grosse Gerbstoffmengen vorhanden waren. Ich führte dies Anfangs, so lange mir nicht auch Blüthen von G. chilensis als Vergleichsmaterial vorlagen, auf den Unterschied in den Arten zurück, konnte mich aber, nachdem ich schliesslich doch noch Blüthen von G. chilensis zur Vervollständigung der Untersuchungen beiziehen musste, davon überzeugen, dass auch bei diesen eine Störung durch übergrosse Gerbstoffmengen keineswegs zu bemerken war. Die Untersuchungen hätten vielmehr, wenn dies die einzigen zu überwindenden Schwierigkeiten gewesen wären, ohne Weiteres zu einem befriedigenden Resultate geführt. Es ergaben sich vielmehr in der anatomischen Beschaffenheit der Samen Hindernisse, denen viel weniger leicht, meist überhaupt nicht zu begegnen war.

Die Blüthenstände sind, wie im allgemeinen Theile schon kurz bemerkt worden war, verschiedenartig zusammengesetzt. Bei den meisten von mir untersuchten Arten sind dieselben dioecisch, jedoch standen mir nur bei einer Art G. arenaria männliche Blüthenstände zur Verfügung, alle übrigen Pflanzen trugen nur weibliche Blüthen. Eine einzige Art, G. microcarpa, besitzt monoecische Blüthenstände wie G. chilensis, doch fehlt bei ihnen die Erscheinung des Uebergangs von den unten stehenden weiblichen zu den die äusserste Spitze einnehmenden männlichen Blüthen durch hermaphrodite, wie es bei letzterer die Regel ist; männliche und weibliche Blüthen folgen vielmehr ohne vermittelnde Zwischenglieder direct aufeinander.

Die Blüthen selbst, die in kurzen, theilweise verzweigten Trauben stehen, welche den Abschluss der niederen Stämmchen bilden, sind sehr einfach und gewöhnlich in Zweizahl gebaut. Die männlichen

Blüthen werden gebildet von zwei in der Achsel eines kleinen schuppenförmigen Tragblattes stehenden Staubblättern, die bei den neuseeländischen Arten und bei G. chilensis kleine, jedoch immerhin auffallende morphologische Differenzen aufweisen. Bei ersteren bestehen dieselben aus einem ungefähr 2—3 mm langen Filament, welches die ungefähr gleich langen und halb so breiten Antheren trägt; bei letzterer ist das Filament sehr kurz, meist kaum 1 mm lang, während die etwas längeren, durch ihr annäherd gleiches Verhältniss von Länge und Breite ausgezeichneten Antheren ein etwas gedrungenes Aussehen bekommen. In ihrem Bau zeigen sie analoge Verhältnisse. Sie besitzen anfangs vier Fächer, werden aber später durch Resorption der trennenden Scheidewand zweifächerig und springen durch Längsrisse auf, die an den Stellen auftreten, an welchen früher die Scheidewand ansetzte. Ihr Gewebe zeigt an dieser Stelle eine besondere Differenzirung und besitzt namentlich bei G. arenaria die deutliche Anlage einer besonderen Aufrissstelle (Fig. 21), indem die Zellen der Epidermis an dieser Stelle kleiner werden und sich nach innen biegen,

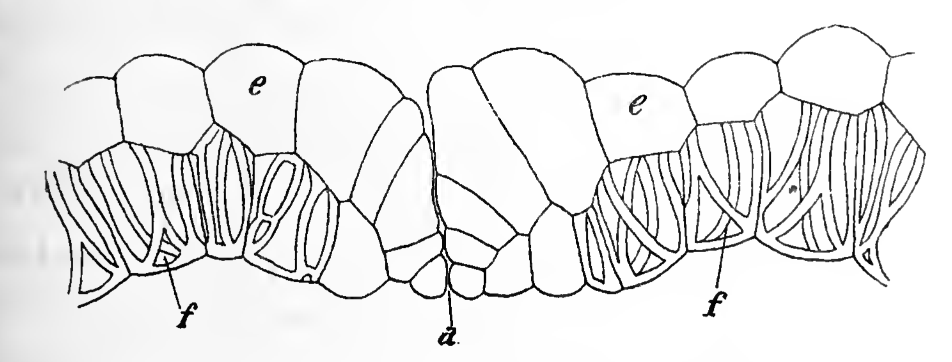


Fig. 21. Querschnitt durch die Antherenwand von G. arenaria. *f* fibröse Schicht, *e* Epidermis, *a* Aufrissstelle.



Fig. 22. Pollen von G. chilensis.

so dass hier zur Zeit der Pollenreife eine leichte Trennung eintreten kann. Unterstützt wird die Leichtigkeit des Aufspringens ausserdem noch durch Ausbildung einer auch bei zahlreichen anderen Antheren sich vorfindenden fibrösen Schicht unterhalb der Epidermis, die mit starken Verdickungsleisten versehen ist, die theilweise unter sich Anastomosen bilden.

Die Pollen (Fig. 22) sind wie die, welche Merker (4) bei G. macrophylla beschrieb, tetraedrisch gebaut und besitzen eine starke, mit kleinen Höckern und Warzen versehene Exine, die an drei spaltenförmigen Stellen unterbrochen ist und die nach aussen vorgestülpte Intine erkennen lässt. Sie sind auch in der Grösse bei den neuseeländischen Arten und G. chilensis vollständig gleich.

Sehr merkwürdig ist es, dass es sowohl an dem Alkoholmaterial der neuseeländischen Arten, wie bei dem lebenden Material von G.

chilensis bisher nicht möglich war, keimende Pollenkörner mit Pollenschläuchen zu beobachten. Trotz der mit Pollen meist stark besetzten Narben in beiden Fällen konnte nur einmal bei G. Hamiltonii etwas wahrgenommen werden, was man event. für einen Pollenschlauch hätte halten können. Ein weiterer Verlauf zwischen den Narbenpapillen war jedoch nicht zu verfolgen. Es ist dies um so auffallender, als doch sonst Pollen auf eine empfängnissfähige Narbe gebracht, sehr rasch keimen, während es bei G. chilensis selbst nach 8 und 14 Tagen trotz zahlreicher reifer und lebender Pollen auf den Narben nicht zur Keimschlauchbildung gekommen war. Auch die Versuche, die vorigen Sommer schon und heuer wieder mit Pollen von G. chilensis angestellt worden waren, sie auf Zucker-Nährgelatine zum Keimen zu bringen, waren erfolglos. Dieselben blieben trotz der günstigen Bedingungen, unter denen andere Pollen längst keimten, vollständig unverändert. An und für sich betrachtet, hätte ja diese Erscheinung nichts besonders Auffallendes, da ja häufig tropische Pflanzen, die bei uns in Cultur genommen werden, ihre Pollen und somit ihre Früchte nicht zum Reifen bringen, wenn wir aber bedenken, dass von der G. chilensis reife Samen erzeugt wurden, die ausgesät nach vier Wochen bereits keimten, so ist das doch etwas merkwürdig und steht möglicherweise in irgend einem Zusammenhang mit später zu besprechenden anatomischen Eigenthümlichkeiten des Fruchtknotens und des Nucellus.

Eine andere Erscheinung jedoch, die augenscheinlich mit den Culturbedingungen im Zusammenhang steht, darf nicht unerwähnt bleiben, nämlich die, dass bei G. chilensis ungefähr die Hälfte der Pollen taub blieb. Die tauben waren von den gesunden schon dadurch leicht zu unterscheiden, dass ihre Exine gewöhnlich weniger stark verdickt und meist glatt war, dass ihnen ausserdem die für den Austritt der Pollenschläuche bei den gesunden vorhandenen Schlitze fehlten. Ausserdem zeigten sie durchschnittlich ein runzliches Aussehen.

Einen ebenso einfachen Bau, wie die männlichen, zeigen auch die weiblichen Blüten, denen ein Perigon, wie es bei G. manicata, G. perpensa und G. bracteata vorhanden ist, vollständig fehlt. Die in Zweizahl vorhandenen Kelchblätter, welche dem kugeligen, unterständigen Fruchtknoten oben seitlich ansitzen, sind auch bei den neuseeländischen, wie bei G. chilensis und den bisher untersuchten übrigen Arten zu mächtigen Drüsenpolstern umgewandelt, die in ihrer anatomischen Beschaffenheit mit den Drüsenpolstern, wie sie die Lacinien auszeichnen, vollständige Uebereinstimmung zeigen. Wie diese

bestehen sie aus einem kleinzelligen unregelmässig ausgebildeten und zahlreiche Intercellularräume zwischen sich lassenden Epithem, das reichlich gerbstoffhaltigen Schleim führt und an seiner Aussenfläche mit vielen Wasserspalten bedeckt ist. Ob in diesem Organ, wie es Kellermann (7) ausspricht, ein Nectarium zu erblicken ist, scheint mir ziemlich unwahrscheinlich, namentlich da sicherlich die Bestäubung ausschliesslich durch den Wind besorgt wird. Aus dem kurzen Blüthenstiel, dessen Gefässbündel sich an der Basis des Fruchtknotens, beim Eintritt in diesen, in vier Stränge spaltet, gelangen Gefässbündel zu den Drüsen, die sich in ihnen erweitern, in ähnlicher Weise, wie die Gefässbündel, die sich in den Lacinien ausbreiten. Ihre Function ist offenbar die gleiche wie dort; auch sie stellen nach kurzer Zeit ihre Thätigkeit ein.

Der, wie schon erwähnt, unterständige, runde Fruchtknoten ist normaler Weise einfächerig und trägt eine einzige anatrope, hängende Samenanlage, die durch einige morphologische Eigenthümlichkeiten, die noch Gegenstand eingehender Betrachtung werden sollen, unser Interesse in Anspruch nimmt. Bei G. chilensis konnte ich jedoch nicht selten Fruchtknoten beobachten, welche in jungen Entwickelungsstadien zwei Fächer enthielten, deren jedes ein ovulum anlegte. Später jedoch bleibt dasselbe in seiner Ausbildung zurück und es kommt auch in diesen Fällen nur zur Entwickelung eines einzigen Samens.

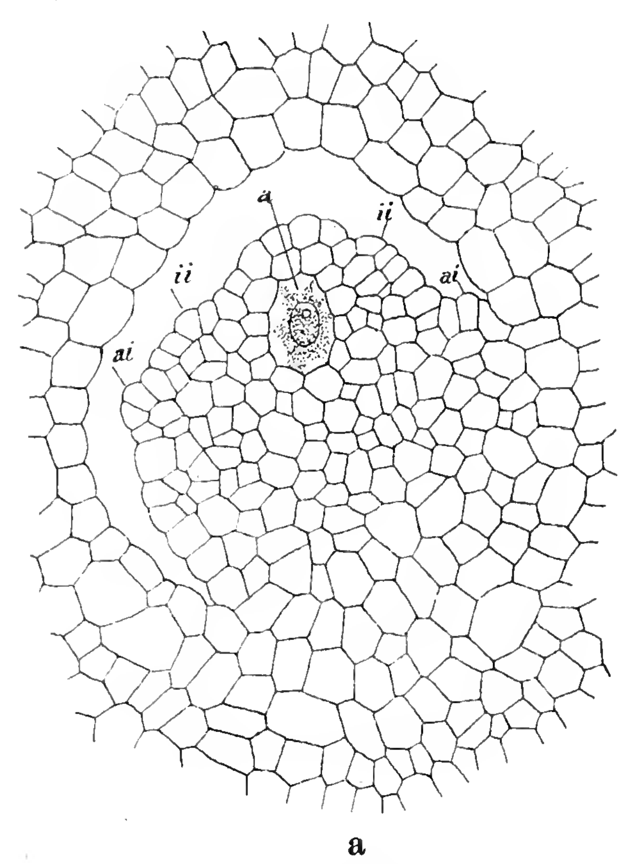
Die in Zweizahl vorhandenen Narben zeigen bei G. chilensis und den neuseeländischen Arten ähnliche Unterschiede, wie wir sie schon für die Antheren festgestellt haben. Sie sind bei ersterer kurz und gedrungen kammförmig, bei letzterer lang und fadenförmig, und in beiden Fällen mit walzigen Papillen versehen, die eine namentlich gegen die Spitze zu stark quellungsfähige Schleim absondernde Membran besitzen.

Was nun den Bau der Samenanlage betrifft, so möchte ich, da meine Beobachtungen mit denen Kellermann's (7) nicht ganz im Einklang stehen, zunächst auf dessen Angaben hinweisen. Er sagt: „Das Ovulum ist hängend, anatrop, mit zwei Integumenten versehen, wovon nur das Innere die Mikropyle bildet. Das Aeussere erscheint nämlich viel später, so dass der grösste Theil des Mikropylarendes von demselben nicht erreicht wird“, und an anderer Stelle: „Das innere Integument umhüllt ganz das Ovulum, das äussere entsteht sehr spät und bleibt mehr oder weniger rudimentär.“

Die Entwickelung der Samenanlage bei den neuseeländischen

Arten zu verfolgen, war mir wegen der schon sehr weit entwickelten Blüthen nicht möglich und ich musste daher die Verhältnisse gleichfalls an G. chilensis studiren, der gleichen Art, an welcher auch Kellermann seine Untersuchungen anstellte, kann mich jedoch mit dessen Angaben durchaus nicht immer einverstanden erklären, weshalb ich meine Beobachtungen hier etwas ausführlicher widergeben werde.

Schon bezüglich der Integumentverhältnisse, die ich an Blüthen jeden Alters studiren konnte, kann ich constatiren, dass die Anlage des zweiten Integuments schon sehr bald nach der des ersten erfolgt (Fig. 23 *a*), denn wenn kaum der Höcker, die Anlage des ersten Integuments, sich deutlich über das Gewebe der Samenanlage hervorgewölbt hat, entsteht schon unterhalb desselben, der des zweiten, dessen Wachsthum nun mit dem ersten so ziemlich gleichen Schritt hält (Fig. 23 *b*).



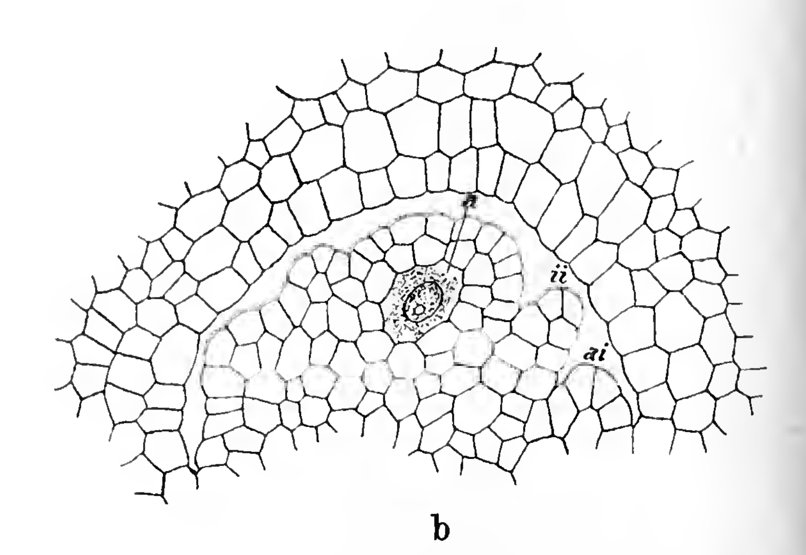


Fig. 23 a u. b. Junge Samenanlagen von G. chilensis. *a* Archesporzelle, *ai* äusseres, *ii* inneres Integument.

Ohne nun auf die jetzt auch schon im Nucellus vor sich gegangenen Veränderungen vorerst näher einzugehen, möchte ich die Weiterentwickelung der Integumente und das Verhalten der Fruchtknotenwand noch in kurzen Zügen betrachten. Von besonderem Einflusse auf die weiteren Schicksale der Integumente ist vor Allem das Verhältniss der Samenanlage zur Fruchtknotenhöhle, das deutlich an jenes erinnert, welches Zinger (8) für Cannabis nachgewiesen hat. Hier wie dort fällt uns auf, dass schon in sehr frühen Entwickelungsstadien der Integumente die Fruchtknotenhöhle von der Samenanlage nahezu vollständig ausgefüllt wird (Fig. 23 *b*) und daher, namentlich da der Fruchtknoten sich kaum mehr vergrössert, für die weitere

Entfaltung der Integumente nur mehr sehr wenig Raum übrig bleibt. Es kommt infolge dessen, dass die allmählich heranwachsenden Integumente alsbald gegen die Fruchtknotenwand stossen, zu einer Abplattung und durch den wegen der engen Raumverhältnisse von Seite der Fruchtknotenwand entgegengesetzten Widerstand zu einer gegenseitigen Verschmelzung derselben, weshalb schon in Stadien, in denen die Viertheilung der Embryosackmutterzelle eingetreten ist, die Samenanlage nach oben hin vollständig geschlossen erscheint, ohne eine Mikrophyle frei zu lassen (Fig. 24).

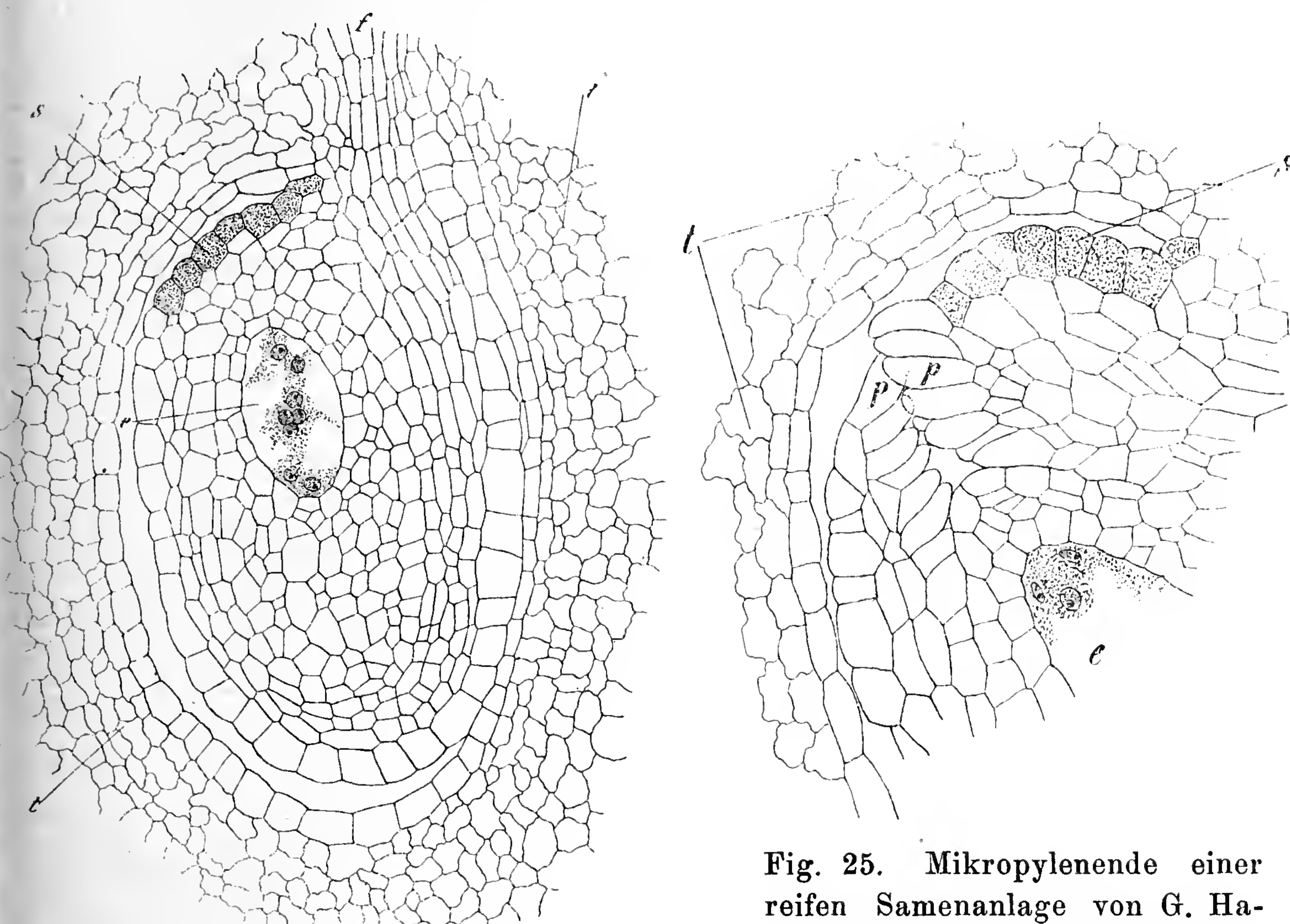


Fig. 24. Samenanlage von G. dentata ohne Mikropyle. *s* Schleim absondernde Zellen, *t* Zellen der Fruchtknotenwand, welche zur Samenschale werden, *e* Embryosack, *f* Funiculus.

Fig. 25. Mikropylenende einer reifen Samenanlage von G. Hamiltonii. Die Integumente wachsen mit Papillen (*p*) gegen einander und bedingen dadurch den Verschluss des Mikropylenkanals. Bezeichnung wie vor. Fig.

Wenn auch die hier vorliegende Samenanlage in ihrem fertigen Zustande mit der von Cannabis vollständige Uebereinstimmung zeigt, so weit es die Verwachsung der Mikropyle betrifft, so ist doch im Allgemeinen ihre Entstehungsweise eine verschiedene. Zinger (8) hat für Cannabis eine Verwachsung der Mikropyle festgestellt, die dadurch zu stande kommt, dass die sich gegenüberstehenden Ränder der Integumente durch gegenseitige Papillenbildung in einander übergehen.

Das ist nun bei G. chilensis nicht der Fall. Hier tritt der Verschluss der Mikropyle durch einfache, durch die engen Raumverhältnisse bedingte und begünstigte Verwachsung bezw. Verschmelzung der einander an- und gegenüberliegenden Zellen der Integumente ein.

Nur bei G. Hamiltonii, von der mir sehr gutes Material für die Beobachtung der weiblichen Blüthenverhältnisse und vor allem etwas weiter vorgerückterer Stadien der Embryosackentwickelung vorlag, konnte ich eine Uebereinstimmung im Verhalten der Integumente mit denen von Cannabis nachweisen. Der Abschluss des Nucellus erfolgt auch bei ihr nicht allein durch Verwachsung infolge der Raumverhältnisse, sondern auch durch gegenseitige Papillenbildung an den Rändern der Integumente. (Fig. 25.) Dieselbe tritt jedoch hier häufig verhältnissmässig spät ein, denn ich konnte eine grössere Anzahl von Samenanlagen beobachten, bei welchen der Embryosack schon vollständig ausgebildet, selbst der Eiapparat schon fertig, die Verschmelzung der Integumente jedoch noch nicht eingetreten war, die deutliche Papillenbildung am oberen Rande aber unzweifelhaft auf eine spätere Vereinigung schliessen liess, während andere trotz der unvollständigen Ausbildung des Embryosacks schon einen vollständigen Verschluss am Mikropylenende durch die Integumente aufwiesen. Es scheint mir daher die späte Verwachsung der Integumente wohl nur auf eine Hemmungserscheinung zurückzuführen zu sein, während auch hier, wie bei G. chilensis und den übrigen neuseeländischen Arten die frühzeitige Verschmelzung die Regel sein dürfte.

Befremdend erscheint jedoch, dass in dem Falle des späten Verschlusses des Mikropylenkanals nur ein einziges, breites Integument vorhanden ist. Leider standen mir so junge Blüthen dieser Art nicht zur Verfügung, an denen hätte nachgewiesen werden können, ob von vornherein nur ein einziges Integument zur Anlage kommt oder ob, wie Kellermann (7) für G. chilensis nachgewiesen zu haben glaubt, zwar zwei Integumente angelegt werden, von denen aber das zweite rudimentär bleibt und sich nur das erste gut entwickelt, oder ob schliesslich vor der Verschmelzung der sich gegenüberliegenden Ränder der Integumente am Mikropylenende schon eine Verschmelzung an ihren Flächen stattgefunden habe, das hier erscheinende eine Integument also schon aus der Verschmelzung zweier hervorgegangen wäre. Das Verhalten und die Entwickelung der Integumente bei jungen Blüthen von G. chilensis, wie ich es zu beobachten Gelegenheit hatte, spricht entschieden für letztere Ansicht.

Weitere Beachtung verdient ferner die Aussenseite der Samen-

anlage. Dieselbe besteht im ausgebildeten Zustande aus einer Reihe grosser Epidermiszellen, deren oberste an der Stelle, die mit dem Eintritt des Gefässbündels im Funikulus auf gleicher Höhe steht, durch ihren feinkörnigen, eigenthümlich lichtbrechenden Inhalt ausgezeichnet sind, zugleich aber eine starke Verquellung ihrer Membran zeigen, die der Ausscheidung eines dicken, zähen Schleimes dient (Fig. 24 und 25 *s*), der an dieser Stelle oft den ganzen Raum zwischen der Samenanlage und der inneren Fruchtknotenwand ausfüllen kann. Auch an der Rückseite der Samenanlage, an der Stelle, an welcher der Griffelkanal einmündet, findet sich häufig die gleiche Ausbildung eines Schleim absondernden Gewebes, das jedenfalls einmal für die Leitung des Pollenschlauches von Bedentung gewesen war.

Von ganz besonderem Interesse, und namentlich für das Verständniss verschiedener Eigenthümlichkeiten in der Entwickelung der Samenanlage und des Embryosacks von Bedeutung ist die Ausbildung des innersten Theiles des Fruchtknotens, den zunächst eine aus grossen Zellen bestehende Epidermis gegen die Fruchtknotenhöhle auskleidet, namentlich bei G. chilensis und den neusseeländischen Arten, mit Ausnahme von G. Hamiltonii. Die unter der Epidermis liegenden 3—4 Zellreihen zeigen nämlich schon in ziemlich jungen Stadien der Samenanlage eine auffallende Differenzirung gegenüber den Zellen der übrigen Fruchtknotenwand. Sie erfahren schon sehr frühzeitig eine Formveränderung in der Weise, dass ihre Wände sich stark wellen (Fig. 24 und 25 *t*) und allmählich verdicken, so dass durch dieses Verhalten, das sich mehr und mehr steigert, bewirkt wird, dass die ganze Samenanlage zur Zeit der Ausbildung des Eiapparates schon von einer festen Masse starker Sklerenchymzellen umgeben ist. Dieser Umstand scheint mir mit ein Hauptgrund für die Annahme einer Embryobildung ohne vorausgegangene Befruchtung zu sein, wie sie in jüngster Zeit bei ähnlichen Anomalien in der Bildung des Embryosacks mehrmals beobachtet wurde, um nur zu verweisen auf die Arbeiten von Murbeck (9) und Juel (10). Ein Pollenschlauch wäre daher jetzt nicht mehr im Stande, durch diesen vollständig geschlossenen Mantel von Sklerenchymzellen durchzukommen, man müsste denn annehmen, dass hier, wie in anderen Fällen, das Eindringen des Pollenschlauches zu einer Zeit erfolgte, in der die Samenanlage mit ihrem Eiapparat noch unvollständig entwickelt ist. Dagegen jedoch spricht wieder die Thatsache, dass einerseits zu dieser Zeit die Narben wenig entwickelt, jedenfalls noch nicht empfängnissfähig sind, anderseits das vollständige Fehlen von Pollenschläuchen auf gut aus-

gebildeten Narben, vor allem aber im Innern des Fruchtknotens, wo solche trotz der verschiedenartigsten zur Anwendung gelangten Färbungsmethoden nicht nachgewiesen werden konnten.

Aber auch für die Beobachtung der weiteren Entwickelung des Embryosacks ist diese Ausbildungsform der Fruchtknotenwand sehr hinderlich, denn es ist schlechterdings unmöglich, mit dem Messer noch durchzukommen. Aber auch ein Herauspräpariren des Nucellus ist wegen der Kleinheit der Fruchtknoten, besonders aber wegen des innerhalb der harten Umhüllung liegenden weichen Gewebes mit dem Embryosack, nicht angängig. Erst im reifen Samen, wenn der Embryo fertig ausgebildet und das Endospermgewebe erhärtet ist, gelingt es, den Samen von der harten Schale ohne Schädigung zu befreien.

Glücklicherweise ist bei G. Hamiltonii die Ausbildung der harten Fruchtschale nicht so stark ausgeprägt, tritt jedenfalls erst sehr spät ein. Es war daher bei dieser Art das weitere Schicksal des Embryosacks nicht unschwer festzustellen, denn es konnten an ihr selbst bis zur Endosperm- und Embryobildung noch leicht alle Schnitte ausgeführt werden. Nur fehlten auch bei ihr alle Stadien bis zur Bildung des Eiapparats, die aber noch an G. chilensis nachgewiesen werden konnten, dann aber merkwürdigerweise die vom fertigen Eiapparat bis zur Endospermbildung, so dass also unmöglich die Vorgänge vor derselben und das Verhalten der eigenthümlichen Antipoden beobachtet werden konnte.

Was bisher mit Sicherheit gefunden werden konnte, ist Folgendes: Die Bildung des Embryosacks und die ersten Theilungen des Embryosackzellkerns in vier Tochterkerne gehen in normaler Weise vor sich, doch möchte ich im Hinweis auf Fig. 23, welche deutlich zeigt, dass die Archesporzelle erst in der zweiten unter der Epidermis liegenden Zellschicht auftritt, die Angabe Kellermann's (7) widerlegen, welcher behauptet, dass eine unmittelbar unter der Epidermis liegende Zelle zur Embryosackmutterzelle wird.

Von jetzt an jedoch weicht das Verhalten der Theilkerne von dem normalen Typus ab. Dieselben wandern nun nicht wie gewöhnlich paarweise nach den beiden Polen des Embryosacks, um sich dort weiter zu theilen, sondern ihre Theilungen gehen in der Mitte des Embryosacks, an der Stelle, an der ursprünglich der Embryosackmutterkern lag und die ersten Theilungen eingetreten waren, vor sich, so dass wir hier sehr bald mindestens acht Kerne dicht aufeinander gedrängt wahrnehmen können. Ich betone ausdrücklich mindestens acht Kerne, da gewöhnlich ein Theil der Kerne sich mehrmals theilt und wir daher zuweilen auch 9—10 Theilkerne antreffen (Fig. 26),

so dass sich in diesem Verhalten eine unverkennbare Aehnlichkeit mit den von Campbell (11) und Johnson (12) bei Peperomia beobachteten Theilungsvorgängen im Embryosack kundgibt. Erst jetzt tritt eine theilweise Trennung in dieser Zellkernmasse ein, und zwar in der Weise, dass zwei Kerne nach dem oberen, zwei nach dem unteren Pole des Embryosacks wandern (Fig. 24) und hier nun weitere Veränderungen erfahren. Von den beiden nach oben gegangenen Kernen schwillt der eine sehr bald bedeutend an und umgibt sich mit einer grossen Masse von Protoplasma. Er wird zur Eizelle. Der andere jedoch erfährt eine abermalige Theilung, durch die es zur Bildung der beiden meist kleinen Synergiden kommt (Fig. 27 *e, s*).

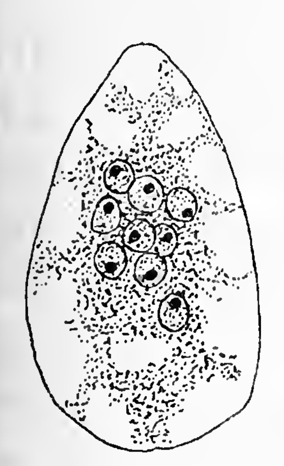


Fig. 26. Junger Embryosack, die ersten Theilungen des Embryosackmutterkerns in zahlreiche Kerne zeigend.

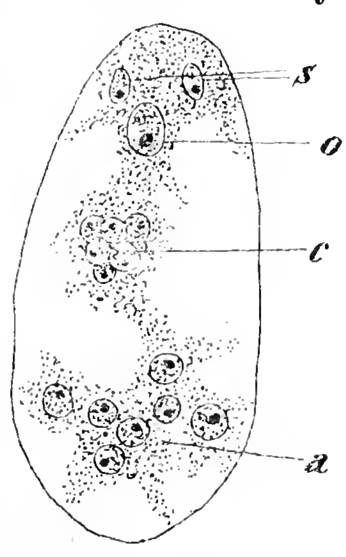


Fig. 27. Aelterer Embryosack mit ausgebildetem Eiapparat. *o* Eizelle, *s* Synergiden, *a* Antipoden, *c* centrale Kernmasse.

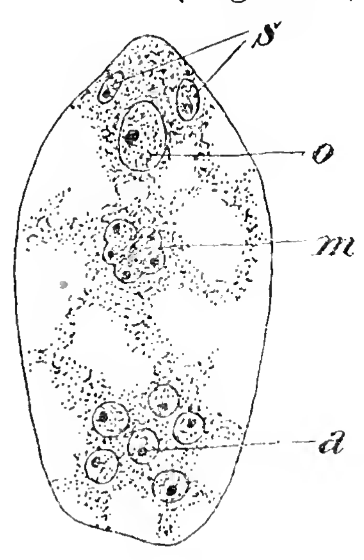


Fig. 28. Aelterer Embryosack, die Verschmelzung der centralen Kernmasse zum secundären Embryosackkern (*m*) zeigend. Bezeichnung wie vor. Fig.

Weitergehend sind die Veränderungen, die an den beiden nach unten abgegebenen Zellen eintreten. Ihr Verhalten erinnert sehr an das der Antipoden von Stackhousia, wie es von Billings (13) beobachtet wurde, sowie an das der von Campbell (14) untersuchten Gattung Sparganium. Es treten nämlich auch hier nochmals unregelmässige Theilungen ein, so dass ihre Zahl auf sechs bis sieben anwächst. Mehr als sieben konnte ich niemals finden (Fig. 27 *a*). Gleichzeitig mit diesen Vorgängen am Eiapparat und den Antipoden verändert sich auch das Bild der in der Mitte des Embryosackes auf einem Haufen dicht gedrängt liegenden Kerne, indem sie zu einem einzigen, grossen, dem secundären Embryosackzellkern entsprechenden Kerne zusammenschmelzen, denn es konnten mehrmals Stadien beobachtet werden, in denen die äusseren Conturen der einzelnen Theilkerne noch deutlich wahrnehmbar waren, in ihren mittleren Theilen jedoch schon deutlich ein Uebergehen der Masse der einen in die der anderen zu erkennen war (Fig. 28 *m*).

Ueber das Schicksal der Antipoden, sowie das weitere Verhalten des secundären Embryosackkerns konnten Beobachtungen nicht angestellt werden, da bis zur Ausbildung des Embryos und des Endosperms Zwischenstadien nicht vorlagen. Auffallend jedoch mag es erscheinen, dass die Endospermbildung nicht wie gewöhnlich längs der Wand des Embryosackes erfolgt, sondern ausschliesslich an seiner Basis, so dass es mir nicht unwahrscheinlich ist, dass vielleicht die Antipoden in irgend welcher näheren Beziehung dazu stehen. Von jetzt an schreitet, ausgehend von der Basis und mit der Ausdehnung des Endosperms zunehmend, mehr und mehr auch von den Seiten her, das Auflösen der Nucelluszellen und der Integumente fort, bis zur vollständigen Aufzehrung derselben auf Kosten des sich stetig vergrössernden Endosperms. Wir finden daher im reifen Samen, der von einer harten, aus der oben schon eingehend besprochenen inneren Fruchtknotenwand nicht, wie normaler Weise, aus den Integumenten hervorgegangenen, Schale umgeben ist, in grosse Massen von Endosperm eingebettet einen kleinen, herzförmigen Embryo ohne deutlichen Embryoträger vor. Das Speichermaterial besteht aus grossen Aleuronkörnern, die namentlich durch ihre die ganzen Körner fast vollständig ausfüllenden, würfelförmigen Krystalloide besonders auffallen.

Diese theilweise sehr merkwürdigen Verhältnisse bei der Bildung des Embryosackes und des reifen Samens stehen jedenfalls, wie die anatomischen in innigem Zusammenhang unter einander und mit dem primitiven Charakter der Gattung.

V. Zellgrösse und Grösse der Organe.

Die riesigen Grössenunterschiede der einzelnen Arten der Gattung Gunnera, wie sie z. B. ohne Weiteres klar werden, wenn wir Arten wie G. chilensis oder G. manicata mit G. dentata oder G. Hamiltonii, oder irgend einer der anderen neuseeländischen Arten mit einander vergleichen, und wie sie sonst nur bei wenig anderen Gattungen vorkommen, gaben mir Veranlassung, der Frage nahe zu treten, in welcher Beziehung die Grössenverhältnisse einzelner Organe zu den sie zusammensetzenden Zellen bei den verschiedenen Arten stehen, und vor Allem zu entscheiden, ob die Grössenunterschiede nur durch die Zahl oder aber durch die Grösse der Zellen hervorgerufen werden.

Es liegen hierüber Untersuchungen vor von Amelung (15). Dieser legt das Hauptgewicht allerdings mehr darauf, die Beziehungen zwischen verschieden grossen Organen ein und derselben Pflanze festzustellen und führt nur vereinzelte Beispiele verschieden grosser Vertreter der-

selben Familie, jedoch nicht der gleichen Gattung an. Dabei kam er zu dem interessanten Schlusse, dass „verschieden grosse Organe gleicher Art desselben Pflanzenindividuums aus Zellen von gleicher oder nahezu gleicher Grösse bestehen". Darnach schien es nicht unwahrscheinlich, dass sich dieser Satz vielleicht auch auf gleichartige Organe verschieden grosser Arten derselben Gattung ausdehnen lasse.

In diesem Sinne wurden daher Zellmessungen an gleichartigen Organen bei den neuseeländischen Arten angestellt, die dann auf die südamerikanischen G. lobata und G. magellanica und als grössten Vertreter schliesslich noch auf G. chilensis ausgedehnt wurden. Dieselben wurden in ähnlicher Weise vorgenommen, wie es von Ameluug geschehen war, indem auf mehreren, an entsprechenden Stellen geführten Querschnitten gleichartiger Organe die auf einer bestimmten Fläche getroffenen Zellen gezählt wurden, worauf dann durch Division dieser Zahl in die ihrem Inhalt nach genau bekannten Gesammtfläche, eine „mittlere Zellgrösse" erhalten wurde. Die Resultate der Messungen soll die folgende Tabelle an G. Hamiltonii und G. dentata, als dem kleinsten und grössten Vertreter der neuseeländischen Arten, ferner G. magellanica für die südamerikanischen kleinen und G. chilensis als grössten Vertreter der Gattung veranschaulichen, da dieselbe mehr sagt als viele Worte. Die Zahlen beziehen sich, wenn nichts weiteres angegeben, auf den mittleren Durchmesser der betreffenden Zellen.

Untersuchte Organe	G. Hamiltonii	G. dentata	G. magellan.	G. chilensis
a) Blatt.				
Blattfläche ca. . . .	150 qmm	418 qmm	1650 qmm	350 000 qmm
Epidermiszlln., Obers.	71,43 μ	75,76 μ	75,76 μ	73,53 μ
„ Unters.	83,33 μ	96,15 μ	92,59 μ	89,29 μ
Spaltöffnungen . . .	40 μ lg., 40 μ br.	40 μ lg., 30 μ br.	35 μ lg., 25 μ br.	40 μ lg., 30 μ br.
Wasserspalten . . .	35 μ lg., 35 μ br.	32 μ lg., 30 μ br.	25 μ lg., 25 μ br.	30 μ lg., 30 μ br.
Zahl d. Spaltöffngn. auf gleicher Fläche, Obers.	7	8	7	0
Unterseite	8	8	7	10
b) Blattstiel.				
Länge	10 mm	30 mm	60 mm	1000 mm
Durchmesser	1,0 mm	1,5 mm	1,4 mm	35 mm
Grundgewebez. . . .	108,69 μ	138,88 μ	83,3 μ	227,27 μ
Weite der Gefässe .	13 μ	23 μ	9 μ	55 μ
c) Wurzel.				
Durchmesser	0,95 mm	0,9 mm	0,85 mm	18 mm
Grundgewebez. . . .	65,79 μ	39,68 μ	30,49 μ	138,88 mm
Weite der Gefässe .	23 μ	25 μ	15 μ	55 μ

Daraus ergibt sich ohne Weiteres, dass im Allgemeinen grosse Differenzen nicht bestehen und dass namentlich im Blatte die Uebereinstimmung eine vollständige ist. Wenn auch bei G. chilensis im Blattstiel bei einem 35mal grösseren Durchmesser und in der Wurzel

einen nahezu 20mal so grossen wie bei G. Hamiltonii der Durchmesser der Grundgewebezellen ungefähr doppelt so gross ist wie bei letzterer und die Gefässe zwei- bis viermal so weit sind, so sind das doch Differenzen, die im Vergleich zu den Grössenunterschieden der betreffenden Organe nicht in Betracht kommen können. Wir dürfen daher mit Recht behaupten, dass die Grösse gleichartiger Organe bei den grossen und kleinen Gunneraarten ausschliesslich durch die Zahl ihrer Zellen bedingt wird und der von Amelung (15) aufgestellte Satz kann infolge dessen dahin erweitert werden, dass er lautet: „Verschieden grosse Organe gleicher Art desselben Pflanzenindividuums, sowie gleichartige Organe verschieden grosser Arten derselben Gattung bestehen aus Zellen von gleicher oder nahezu gleicher Grösse".

* *
*

Zum Schlusse sei es mir noch gestattet, meinem hochverehrten Lehrer und Vorstande, Herrn Professor Dr. Goebel, in dessen Laboratorium die Arbeit ausgeführt wurde, für die Ueberlassung des reichen Materials und die Anleitung bei Anfertigung derselben meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Zu Dank verpflichtet bin ich auch Herrn Dr. Neger für das mir gütigst zur Verfügung gestellte Herbarmaterial der südamerikanischen Arten.

Litteratur.

1. A. Engler u. K. Prantl, Die nat. Pflanzenfamil., III. Th. Abt. 7, Halorrhagidaceae.
2. J. Reinke, Untersuchungen über die Morphologie der Vegetationsorgane von Gunnera. Morphologische Abhandlungen. Leipzig 1873.
3. Th. Kirk, Flora of New-Zealand. Wellington 1899.
4. P. Merker, Gunnera macrophylla Bl. Flora 1889.
5. W. Berckholtz, Beiträge zur Kenntniss der Morphologie und Anatomie von Gunnera manicata Linden. Bibliotheca botanica 1891, Heft 24.
6. Ph. Van Tieghem et H. Douliot, Sur la Polystélie. Ann. d. Sciences nat. Bot. 7. Serie, Tome III. 1886.
7. W. A. Kellermann, Die Entwickelungsgeschichte der Blüthe von Gunnera chilensis Lam. Inaugural-Dissertation, Zürich 1881.
8. N. Zinger, Beiträge zur Kenntniss der weiblichen Blüthen und Inflorecenzen bei Cannabineen. Flora 1898.
9. Lv. Murbeck, Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Arsskrift. Ad. 36, Afd II n. 7. Kongl. Fysiografisca Sälskapets Handlinger, Bd. 11, Nr. 7, 1901. 4.
10. O. H. Juel, Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria. Kongl. Svenske Vetenskaps Akademiens Handlinger. Vol. 34, Nr. 5. 1900. 4.
11. D. H. Campbell, Die Entwickelung des Embryosackes von Peperomia pellucida Knuth. Ber. d. d. bot. Ges. 17.
12. D. S. Johnson, On the Endosperm and Embryo of Peperomia pellucida. Bot. Gazette. 1900. XXX.
13. F. H. Billings, Beiträge zur Kenntniss der Samenentwickelung. Flora 1901.
14. D. H. Campbell, Notes on the structure of the Embryosac in Sparganium and Lysichiton. Bot. Gazette. Vol. XXVII.
15. E. Amelung, Ueber mittlere Zellgrössen. Flora 1893.

Die Mycorrhiza-ähnlichen Bildungen der Marchantiaceen.

Von

M. Golenkin.

Hierzu Tafel XI.

In den Berichten d. d. bot. Ges. (Bd. XVII, 1899, pag. 311) ist eine Arbeit von Bohumil Nemec erschienen, in welcher eine Mycorrhiza bei den Jungermanniaceen beschrieben wird. Die höchst eigenthümliche Ausbildung der Hyphen dieser Mycorrhiza und besonders die experimentellen Untersuchungen des Verfassers verleiten dazu zu glauben, dass hier wirklich ein Fall eines Zusammenlebens vor uns liegt. Der Verfasser fand die Mycorrhiza zuerst bei Calypogeia trichomanes, entdeckte sie aber später bei den meisten von ihm untersuchten Jungermanniaceen. Er konnte auch sehr wahrscheinlich machen, dass die Mycorrhiza in näherer Beziehung zu einer Pezizee (Mollisia Jungermanniae) stehe. Noch vor Nemec hat Goebel (III) constante Pilzinfection bei Treubia insignis und einer Lepidozia, sodann Janse (I, pag. 57) eine Mycorrhiza bei den javanischen Jungermanniaceen (Zoopsis u. a.) gefunden, die aber ganz von der europäischen verschieden zu sein scheint.

Es lag für Nemec sehr nahe, nach einer Mycorrhiza auch bei den nahe verwandten Marchantieen zu suchen, jedoch konnte er an den von ihm untersuchten einheimischen Marchantieen eine solche nicht finden. Leider erwähnt Nemec nicht, welche einheimischen Marchantiaceen er untersucht hat.

Dieses verschiedene Verhalten der beiden Lebermoosgruppen zu den Mycorrhizen sucht Stahl (I) für seine theoretischen Vorstellungen über den Sinn der Mycorrhizenbildung zu verwerthen. Nach Stahl's Auffassung des Nutzens der Mycorrhizenbildung muss das Hauptgewicht auf die Concurrenz um die Nährsalze zwischen den mycotrophen und den autotrophen Pflanzen, insbesondere aber den Pilzen, gelegt werden. Stahl hat versucht zu zeigen, dass zu den mycotrophen Pflanzen solche mit geringer Wasserdurchströmung gehören und dass die Pilzsymbiose diesen Pflanzen helfen soll, den Mangel von Nährsalzen durch Ausbeute von nährsalzreichen Hyphen zu ersetzen. Als leichtes Merkmal für Pflanzen mit niedriger Wasserökonomie kann, mit gewissen Ausnahmen, das Fehlen von Stärke in den Blättern verwendet werden, im Gegensatz zu den reich mit Wasser und also mit Nährsalzen versorgten Pflanzen, die grössere Mengen von Stärke im Blattparenchym zu speichern im stande sind. Von diesem Stand-

punkte aus stellen die Befunde von Nemec für Stahl sehr erwünschte und beweisliche Beispiele, und er sagt auf pag. 567 seiner Arbeit[1]: „Beim Vergleich der Angaben von Nemec über die Verbreitung der Mycorrhizen bei den Bryophyten — Vorhandensein derselben bei foliösen Jungermanniaceen, ihr Fehlen bei den mit diesen vergesellschafteten Laubmoosen und den Marchantiaceen — mit unseren eigenen Beobachtungen über Vorkommen oder Abwesenheit von Stärke in den assimilirenden Zellen dieser Gewächse, ergibt sich die überraschende Thatsache, dass die Pilzsymbiose bei den zuckerblättrigen Jungermanniaceen sehr verbreitet zu sein scheint, im Gegensatz zu den ‚stärkeblättrigen‘ Marchantiaceen, bei welchen sie Nemec, wie auch bei Laubmoosen bisher hat nicht nachweisen können. So viel bis jetzt bekannt, sind es also ‚zuckerblättrige‘ Jungermanniaceen mit geringer Wasserdurchströmung, welche in die Pilzsymbiose eingehen, während die stärker verdunstenden Marchantiaceen mit ihrer hoch entwickelten Wasserökonomie derselben ermangeln“.

Es ist mir nicht gelungen, aus den Angaben von Stahl zu ersehen, ob er selbst nach Mycorrhiza bei den Marchantiaceen gesucht hat.

Bei meinen experimentellen Untersuchungen über die Abhängigkeit der inneren Structur der Lebermoose von den äusseren Einflüssen bin ich auf das stetige Vorhandensein von Pilzhyphen bei einigen Marchantiaceen gestossen, die überraschende Aehnlichkeit mit der endotrophen Mycorrhiza einiger höherer Pflanzen zeigten. Zuerst fand ich diese Pilzhyphen bei Preissia commutata, und zwar an Alkoholmaterial, welches von meinem Freunde W. Arnoldi bei München gesammelt und mir liebenswürdig zur Untersuchung übergeben wurde. Ganz dasselbe Verhalten und dieselben Pilzhyphen zeigte die im Moskauer bot. Garten schon seit Jahren cultivirte Preissia[2]) und dann zwei Marchantien — M. palmata und paleacea. Die beiden letzten Formen werden in Moskau schon seit 3—4 Jahren cultivirt und ist M. paleacea, so weit ich mich erinnere, aus München bezogen worden. Die äussere Tracht der drei Formen ist sehr verschieden, die Ausbildung des interstitienlosen Gewebes dagegen vollkommen ähnlich. Dieses Gewebe ist schon von Goebel (I) für Preissia näher beschrieben worden, der hier eigenthümliche sklerenchymatische Zellen fand, die auch bei beiden Marchantien ebenso entwickelt sind. Auch Leitgeb (I, pag. 106) widmete dem interstitienlosen Gewebe

1) l. c.

2) Von wo diese Preissia abstammt, ist mir nicht bekannt, jedenfalls ist die Pflanze jahrelang in Cultur.

von Preissia einige Zeilen. Dabei erwähnt Leitgeb, dass schon Gottsche und Schleiden in den Zellen von Preissia Pilzhyphen entdeckt haben, die sie für das Gefässsystem dieser Pflanze hielten. Die Pilznatur dieser Gebilde wurde von Schacht im Jahre 1854 und von Gottsche selbst im Jahre 1858 erkannt. An den nicht publicirten Abbildungen von Gottsche, die Leitgeb zu sehen Gelegenheit hatte, sollen diese Pilzhyphen vollkommen deutlich sein. Weder aus der Beschreibung von Goebel, noch aus den Angaben von Leitgeb konnte ich einsehen, ob sie die eigenthümlichen Zonen mit purpurnen oder rothvioletten Zellen gesehen haben, die in jedem Thallus von Preissia vorhanden sind, und ob sie diese nach meinen Untersuchungen nie fehlenden Pilzhyphen fanden. Goebel erwähnt zwar die auch von Leitgeb citirte Notiz von Gottsche, welcher in seinen anatomisch-physiologischen Untersuchungen über Haplomitrium Hookeri (Nova acta Leopold. Carol. XX, 1843, pag. 291) sagt, in der violetten Zellschicht von Preissia (die Wände der Parenchymzellen der Marchantien sind häufig violett gefärbt) finde sich ein verzweigtes Gefässsystem, das sich mannigfach hin und her schlängele, durch die Zellen und deren Wände gehe und mit grösseren Reservoirs in Verbindung stehe, welche fast eine Zelle ausfüllen und in einer glasartigen Haut eine Menge grösserer und kleinerer Körner enthalten.[1]) Goebel sagt aber, dass diese Notiz von Gottsche absolut nicht in Einklang mit den Thatsachen zu bringen sei und scheint nichts von dem, was Gottsche gesehen zu haben vorbringt, bemerkt zu haben. Dagegen kann ich diese Angabe von Gottsche und auch die über das Verhalten der „Reservoirs“, die eine Zeit lang voll von Körnern sind und sich dann entleeren, wie aus meiner Darstellung einzusehen sein wird, nur bestätigen.

Nachdem ich bei den drei genannten Marchantien die Pilzhyphen entdeckt hatte, suchte ich sie auch bei anderen Marchantien und fand sie sehr verbreitet bei Fegatella conica, sowohl in cultivirten, als auch in wilden, bei Moskau wachsenden Lagern, ausserdem, aber nicht so charakteristisch entwickelt, bei Targionia hypophylla (aus Innsbruck) und bei Plagiochasma elongatum (aus Java).

Dagegen erwiesen sich Marchantia polymorpha (wild und cult.), Lunularia (cult.), Fimbriaria Stahliana, Blumeana, Lindenbergiana, Plagiochasma rupestris, Aitonia, italicum, Reboulia hemisphaerica, Dumortiera sp., Grimaldia dichotoma, Clevea Rousseliana, Corsinia marchantioides, Oxymitra pyramidata, Riccia Bischofii, glauca, ciliata,

1) Goebel, I, pag. 533.

fluitans-terrestris, Ricciocarpus natans-terrestris (alle cultivirt) vollkommen pilzfrei.

Beachtenswerther Weise ist die Structur der Pilzphyphen, die Art und Weise, wie sie in die Zellen des Gewebes der genannten Marchantiaceen eindringen und wie sie sich in denselben umändern, bei allen Marchantien dieselbe; nur ist die Vertheilung der pilzführenden Zellen bei Fegatella Torgionia und Plagiochasma etwas verschieden von der übrigen. Die Pilzzellen sind streng localisirt und beachtenswerther Weise haben gerade sie rothviolette Zellenwände; sie bilden in den Lagern von Preissia und Marchantia zwei Längsstränge zu beiden Seiten der Mittelrinne, bei Fegatella nur einen Strang. Darum sieht man auf dem Querschnitte durch die ersten Formen zwei annähernd ovale Felder von rothvioletten Zellen (Fig. 1, Taf. XI), in welchen und ausserhalb welcher die oben erwähnten Sklerenchymfasern liegen; auf dem Querschnitte durch die alten Thallustheile von Fegatella sieht man dagegen einen Ring von braunvioletten Zellen um die farblosen Zellen der Mittelrinne, zwischen welchen die sehr grossen Schleimzellen besonders scharf hervortreten. Bei Plagiochasma und Targionia bilden die pilzführenden Zellen eine einzige, der unteren Epidermis parallele Zone.

Am typischsten und am schönsten sind die Pilzhyphen bei Preissia und bei den Marchantieen ausgebildet, weswegen ich zuerst diese Gebilde bei ihnen beschreiben werde.

Der Inhalt der rothvioletten Zellen erscheint bei schwacher Vergrösserung gelblich grau, aber schon bei Zeiss D/2 sieht man vollständig gut. Pilzhyphen, die theils quer durchschnitten sind, theils parallel der Schnittfläche sich schlängeln (Fig. 2). An Längsschnitten durch pilzführendes Gewebe sieht man, dass seine Zellen länglich ausgestreckt sind und mehr oder weniger verdickte und gefärbte Zellwände haben, an welchen man zahlreiche, verschieden grosse, meist ovale Poren erblickt, wie solche für verschiedene Marchantien, z. B. Fegatella, schon längst beschrieben sind (vgl. Goebel, II). Die verdickten und pilzführenden Zellen sind an wachsenden Thallomen von Preissia, Marchantia (und Targionia) ungefähr 3 mm von der Thallusspitze entfernt, bei Fegatella ungefähr 1 cm und mehr. Nach oben geht diese Zellenchicht bis zu den chlorophyllhaltigen Zellen, die den Boden der Luftkammern bilden, und von welchen die assimilirenden Zellfäden derselben ausgehen. In diese chlorophyllhaltigen Zellen gehen die Pilzhyphen niemals hinein, wenigstens konnte ich solches Eindringen niemals beobachten, auch wenn die Zellen absterben. Von

unten und von beiden Seiten sind die Pilzzellen von den Zellen des interstitienlosen Gewebes umschlossen, welche gewöhnlich voll von grossen Stärkekörnern sind und auch Chlorophyllkörner besitzen. Dagegen sind Stärke und Chlorophyllkörner in alten pilzführenden Zellen niemals zu finden; sie enthalten nur Plasma und Zellkerne, die leicht auch an lebenden Zellen mit Hilfe des Weigert'schen Picrocarmin zu constatiren sind. Die oben erwähnten charakteristischen Sklerenchymfasern liegen zerstreut theils in der Pilzchicht, theils ausserhalb derselben. Sie sind, ebenso wie die Schleim- und Oelkörperzellen, stets pilzfrei.

Untersucht man stark wachsende, frische Lager auf der Oberfläche parallelen Längsschitten, die bis zu den jüngsten Theilen gehen, so kann man leicht die Art und Weise, wie der Pilz in noch nicht inficirte Zellen gelangt, finden und Schritt für Schritt die Veränderungen sowohl des Inhaltes der angegriffenen Zellen als auch der Hyphen des Pilzes selbst beobachten. Ungefähr 5 mm von der Thallusspitze sind bei Preissia und Marchantien die Thalluszellen schon vollkommen ausgebildet und man sieht, dass die innersten Schichten des interstitienlosen Gewebes die charakteristischen Verdickungen der Wände erhalten haben und sich dadurch von den übrigen Zellen dieses Gewebes scharf abgrenzen. Sie sind plasmareich und voll mit Stärke gefüllt. Nach einigem Suchen kann man in solchen Zellen einzelne Pilzhyphenenden finden, die zu eins bis zwei stets durch die Poren der Zellen durchdringen. Sehr schöne Bilder bekommt man, wenn man frische Schnitte in sehr verdünnte Hämatoxylinlösung legt, wobei die Hyphenwände sich schön blau färben und so sehr leicht zu beobachten sind. Die Pilzhyphen sind glattwandig, einfach, ohne Querwände, plasmareich und gehen von Zelle zu Zelle, ganz entschieden dem Wachsthum des Thallus folgend. Nicht alle Hyphenenden wachsen aber gerade von Zelle zu Zelle, einige scheinen nicht im Stande zu sein, die Zellwand zu durchbohren; sie bleiben in der besetzten Zelle und fangen an sich zu schlängeln, wodurch am Ende ein mehr oder weniger grosser Pilzknäuel entsteht. An solchen Pilzhyphen ist es mir mehrfach und bei allen Marchantieen gelungen, die Querwände und Zellpfropfen zu finden (Fig. 6 u. 7).

Ganz dieselben Bilder sind auch bei Fegatella und Plagiochasma zu finden, nur dass die inficirten Zellen erst 1 cm vor der Thallusspitze vorkommen.

Betrachtet man die pilzfreien und die vom Pilze besetzten Zellen des Thallus, so bemerkt man zugleich, dass der Inhalt dieser Zellen sich verändert; Stärke verschwindet gänzlich und vom Plasma be-

merkt man auch gar nichts; an fixirten und gefärbten (Picrocarmin, Hämatoxylin) Präparaten kann man jedoch sehen, dass eine dünne und homogene Plasmaschicht an den Wänden der Zelle geblieben ist und in ihr ein Zellkern sich findet. Ausser solchen knäuelbildenden Pilzhyphen findet man auch andere, aus welchen bald nach ihrem Eindringen in die Zellen sehr dünne und dünnwandige Schläuche auswachsen. Dieselben besitzen sich verschleimende Wände und bilden um die grosse Hyphe auch einen Knäuel, in welchem aber zuletzt die einzelnen Hyphen gar nicht zu unterscheiden sind (Fig. 8, 9). Auch in solchen Zellen konnte ich mit Hilfe von Weigert's Picrocarmin wandständiges Plasma und Zellkern finden (Fig. 10). Die Schleimknäuel bleiben nicht unverändert; in den älteren, absterbenden Theilen des Thallus werden sie gelber und glänzender und sterben ganz bestimmt ab, dagegen bleiben Plasma und Zellkern der Lebermooszelle die ganze Zeit erhalten, bis der Thallus ganz abgestorben ist.

Zwischen solchen Zellen mit absterbenden Schleimknäueln bemerkt man Zellen, in welchen die einzelnen Hyphen stark kugelig anschwellen. Der Inhalt der kleineren Anschwellungen ist trübgrau, in den grösseren, welche manchmal den ganzen Zellraum ausfüllen und sehr derbwandig sind, sieht man grosse, gelbe, stark glänzende Kugeln, die sehr an Oeltropfen erinnern und in der That mit Osmiumsäure schwarz werden und leicht in Xylol sich lösen (Fig. 12).

An Längs- und Querschnitten aus alten, schon absterbenden Theilen des Thallus kann man sehen, dass der Pilz grösstentheils zu Grunde geht: die Pilzhyphen sind entweder leer oder mit Plasmaresten erfüllt; von den Schleimknäueln findet man gar nichts und die Anschwellungen sind grösstentheils auch leer (Fig. 13—14). Jedoch bleiben einige Anschwellungen auch in ganz abgestorbenen und braunen Thallustheilen mit Inhalt und müssen also auf die Erde fallen, wenn die Zellen des Lagers verwittern; ihr weiteres Schicksal zu verfolgen, ist mir nicht gelungen.

Aus der Figur 1 sieht man, dass die Zone der pilzhaltigen Zellen nicht bis zu der unteren Epidermis geht; aber sowohl an Quer- als auch an Längsschnitten kann man sehen, dass einige Pilzhyphen gerade nach unten gehen und in viele, jedoch nicht in alle, soweit ich bestimmen konnte, nur in glatte Rhizoiden eindringen (Fig. 15). Um zu bestimmen, ob die Pilzhyphen in den Rhizoiden bleiben oder austreten, habe ich ganze Lager mit Erde in Wasser gelegt und vorsichtig die Erde mit dem Pinsel entfernt. Legt man solche Thallome auf den Objectträger in einen Tropfen Wasser, so findet man ziemlich

leicht noch unversehrte Rhizoidenenden, aus welchen die Pilzhyphen heraustreten (Fig. 16). Interessant ist, dass man gar nicht in den Rhizoiden solche Hyphenknäuel findet, wie sie sowohl von Janse (l. c. Fig. 1 Taf. XV) als auch von Nemec abgebildet und beschrieben sind.

Wie gesagt, dringen die Pilzhyphen niemals in die chlorophyllhaltigen Zellen des Bodens der Kammern ein, obgleich sie dicht bis zu ihnen gehen. Irgendwelche Haustorien oder Fortsätze der Hyphen in diese Zellen habe ich auch nicht bemerken können. Ebenso sah ich die Pilzhyphen niemals weder in die Inflorescenzstiele noch in die Brutknospenbehälter eindringen. Sporogonien, resp. Sporen, und Brutknospen erwiesen sich auch stets pilzfrei. Es ist darum klar, dass die Inficirung mit dem Pilze erst nach der Keimung der Sporen oder Brutknospen stattfinden kann.

Bei den übrigen Lebermoosen scheinen die Pilzhyphen dieselben Formen auszubilden. Bei Fegatella sind die Verhältnisse ganz dieselben, wie bei Preissia und Marchantia, bei Plagiochasma und Targionia habe ich die blasenartigen Gebilde nicht finden können.

Jetzt müssen wir versuchen, die Frage zu beantworten, mit welchem Pilze wir es zu thun haben: mit einem einfachen Parasiten oder mit einem wirklichen Mycorrhizenpilz. Vollkommen gut ausgebildete morphologische Merkmale, welche mit Sicherheit auf die symbiotischen Verhältnisse zeigen würden, liegen hier gewiss nicht vor. Anderseits kann man sterile Pilzhyphen an alten absterbenden Theilen von allen, als pilzfrei genannten Lebermoosen finden. Diese Hyphen dringen aber niemals so weit in das lebendige Gewebe der Lebermoose ein, oder wenn sie eindringen, so veranlassen sie die Bräunung des Zellinhaltes. Dagegen schadet die Anwesenheit der beschriebenen Pilzhyphen den oben genannten Lebermoosen gar nicht. Dies zeigt schon der Umstand, dass ich an wilden, über und über mit Inflorescenzen besetzten Preissia-Lagern keinen einzigen fand, der nicht mit Pilzhyphen inficirt gewesen wäre, und doch waren die Sporangien und Sporen ganz vollkommen entwickelt. Ganz ebensolches Verhalten zeigten Marchantia palmata, Targionia und Fegatella. Pilzfrei waren einige gerade nicht fructificirende Exemplare; dagegen waren die mächtigen oft bis 10 cm langen weiblichen Lager von Fegatella, die an jedem Seitenzweige einen weiblichen Stand trugen, stets pilzhaltig. Marchantia paleacea fructificirte bei uns bis jetzt zwar nicht, aber die verpilzten Lager entwickeltelten viele Antheridienstände und waren über und über mit Brutkörbchen bedeckt. Auch das Aussehen der verpilzten Lager selbst ist gar nicht so, dass man meinen könnte, sie leiden

von einem Parasiten: es waren stets die am stärksten entwickelten und am frischesten aussehenden. Gegen den Parasitismus spricht auch die grosse Verbreitung der verpilzten und doch fructificirenden Lager der genannten Marchantiaceen. Es erwiesen sich alle bei Moskau vorkommenden und vom Kaukasus gebrachten Fegatella-Lager pilzhaltig, ebenso alle Exemplare von Preissia, Fegatella und Targionia aus Gottsche und Rabenhorst „Hepaticae europeae". Dieselben stammen aus verschiedenen Ländern Europas und ist es mir darum ganz unverständlich, wie solch ausgezeichnete Beobachter wie Leitgeb und Goebel und der neueste Monograph Stephani, der so eingehend die anatomischen Verhältnisse der Lebermoose beschreibt, die Anwesenheit der Pilzhyphen übersehen konnten. Vielleicht liegt der Grund davon darin, dass diese Beobachter ihre Aufmerksamkeit hauptsächlich auf die jüngsten Theile der Lager lenkten, wo nur einzelne Hyphen vorkommen.

Man sieht hieraus, dass der Pilz den befallenen Lebermoosen jedenfalls nicht schadet. Schwerer ist zu beantworten, ob und welchen Nutzen die Lebermoose aus diesem Zusammenleben bekommen. Vergleicht man die pilzfreien, wie solche manchmal vorkommen, und die inficirten Lager auf Längsschnitten, so bemerkt man sogleich, dass erstens die Zonen der rothvioletten und porenhaltigen Zellen auch in pilzfreien Lagern entwickelt sind, und zweitens, dass diese Zellen bei pilzfreien Lagern voll mit Stärkekörnern ausgefüllt sind. Man kann also nicht sagen, dass diese rothvioletten Zellen specielle „Pilzzellen" sind, wie solche bei höheren Pflanzen angegeben werden, sondern es sind einfache Reservestoffzellen, in welche der Pilz eindringt und die Reservestoffe vernichtet. Da aber gerade die pilzinficirten Lager reich fructificiren, so muss man annehmen, dass diese Vernichtung von Stärke durch etwas anderes compensirt wird, vielleicht durch die Stoffe, welche beim Absterben des Pilzes sich bilden. Ich bin sehr geneigt, die Knäuel aus Hyphen, sowohl dickwandigen wie dünnwandigen, und die blasenartigen Gebilde als solche zu betrachten, die von Lebermoosen ausgenützt werden. Einen directen Beweis dafür besitze ich jedenfalls nicht.

Wie gesagt dringen die Pilzhyphen weder in die Infloresсenzen, noch in die Brutknospenbecher; es werden also neue Lager der genannten Marchantien, welche in allen Culturkästen neben Lunularia lästig auftreten und pilzhaltig sind, durch Pilzhyphen, welche in der Erde sich befinden, inficirt. Da für die Culturen jährlich neue Rasenerde und gewöhnlich auch neue Kästen gebraucht werden, so muss

der Pilz sehr in der Erde, sowohl bei München als auch bei Moskau und überhaupt in Europa, verbreitet sein. Da die Sporen und Brutknospen der Lebermoose pilzfrei sind, so wurden Versuche gemacht, Lebermoose auf sterilisirtem Boden zu züchten. Es wurden daher Sporen und Brutknospen auf mit kochendem Wasser oder Chloroformdämpfen sterilisirtem Boden ausgesäet. Preissia gab dabei äusserst schmächtige Lager, die sehr bald durch parasitische Pilze (die Cultur stand mit anderen Moosen zusammen) vernichtet wurden. Fegatella entwickelte sich gar nicht, die beiden Marchantien gaben auch schwache, pilzfreie Lager.

Dieser Versuch spricht meiner Meinung nach gar nicht dafür, dass die genannten Pflanzen ohne Mycorrhizenpilz nicht wachsen könnten, da ich zwischen anderen Moosen schön entwickelte und doch pilzfreie Lager von Marchantia palmata und paleacea fand. Sie trugen zwar keine Inflorescenzen, aber bei der Cultur im Glashause fructificiren überhaupt bei weitem nicht alle Lager dieser Lebermoose. Brutknospenbecher trugen die pilzfreien Lager der beiden Marchantien fast ebenso viel wie inficirte. Dies spricht jedenfalls dafür, dass die genannten Lebermoose beinahe normal sich entwickelt haben.

Anderseits zeigt das Verhalten der nicht cultivirten Preissia und Fegatella, bei welchen garade die stärksten und weibliche Inflorescenzen tragenden Thallome verpilzt sind, dass die Anwesenheit des Pilzes nicht ganz ohne Belang ist für die Wirthpflanzen.

Es wurden auch Versuche gemacht, den Pilz selbst zu bestimmen. Versuche, den Pilz zu isoliren, misslangen mir. Ebenso misslangen mir Versuche, die einzeln auftretenden pilzfreien Lager der Marchantien mit stets auf den Culturen auftretenden drei Pilzen — einem Agaricus, Peziza ciliaris und Nidularium zu inficiren. Die von Nemec erwähnte Mollissia Jungermanniae zeigte sich niemals auf dem Culturboden und es ist mir bis jetzt nicht gelungen, sie bei Moskau lebend zu finden.[1])

Wir können also bis jetzt nicht sagen, ob wir es mit einem und demselben Pilze bei allen Marchantien zu thun haben oder ob hier verschiedene Species vorliegen. Das ganz ähnliche Verhalten der Pilzhyphen zu den Zellen der Wirthspflanze, die Bildung der Blasen und der dünnwandigen Hyphen spricht gewiss dafür, dass wir es hier wenn nicht mit einem, so doch mit sehr nahe verwandten Pilzen zu thun haben.

---

1) Sonderbarerweise fand ich die bei Moskau massenhaft auftretende Calypogeia Trichomanes bis jetzt nur pilzfrei, ebenso auch viele andere Jungermanniaceen. Wenn Pilze sich dort auch fanden, so fehlten die so überaus charakteristischen Haustorien, die von Nemec abgebildet sind.

Der einer Mycorrhiza ähnliche Pilz wurde, wie gesagt, nur bei einigen Marchantien gefunden [1]), obgleich im Moskauer Garten schon seit 5—6 Jahren über 25 Marchantiaceen (Ricciaceen incl.) cultivirt werden. Gelegenheit inficirt zu werden, bietet sich allen diesen Pflanzen stets, da sie erstens alle auf demselben Boden cultivirt werden und zweitens auf absolute Reinheit der Culturen nicht sehr geachtet wird, so dass man Thallome von M. palmata und besonders von M. paleacea, dabei erwachsene und pilzhaltige, wie gesagt, fast auf jeder Cultur finden kann. Die Verschleppung der Marchantien geschieht durch Brutknospen und folglich werden sie an Ort und Stelle inficirt.

Wie ist eine solche Neigung des inficirenden Pilzes nur zu den genannten Marchantien zu erklären? Anatomische Verhältnisse spielen hier bestimmt keine Rolle, da ähnliches Gewebe mit Poren und Stärke auch bei anderen Lebermoosen (z. B. Lunularia) sich findet. Leider konnte ich aus Mangel an Material meine Untersuchungen nicht auch auf andere Arten von Marchantia erweitern, um die Verbreitung dieser Mycorrhiza zu studiren. [2])

Was jetzt die Anforderungen aller genannten Marchantien an Wasser und vielleicht auch an Nährsalze betrifft, so scheinen dieselben ziemlich verschieden zu sein. Zwar können sie alle leicht grosse Trockenheit aushalten, wobei die Lager mehr oder weniger welk werden, aber in der Natur kommen Preissia und beide Marchantien (vgl. Gottsche und Lindenberg, I) stets an etwas mehr trockeneren, kalkhaltigen Böden (Wänden, Felsabhängen) vor, wogegen Fegatella, wenigstens bei Moskau, an Hochmooren oder an humusreichen Ufern der Waldbäche oder Quellen massenhaft auftritt. Auf erstgenannten Standorten hält Fegatella bei Moskau nicht selten Wochen lange Dürre aus ohne abzusterben und man kann dabei grosse Polster mit ihr leicht vom Substrat abheben.[3]) Dabei sieht man, dass alle Rhizoiden braun und welk sind. Dagegen hat Fegatella an Ufern von

---

1) Ganz ähnlich wie bei Preissia ausgebildete Pilzhyphen fand ich später bei Pellia epiphylla und calycina. Blasia und Anthoceros erwiesen sich dagegen stets pilzfrei.

2) Besonders interessant wäre es zu untersuchen, ob nicht Pilzhaltigkeit mit der Bildung der Sklerenchymfasern in Verbindung stehe.

3) Kammerling (I) führt Fegatella als Beispiel für die hygrophilen Marchantiaceen und das auf Grund des Vorhandenseins der „schnabelförmigen" Zellen (l. c. pag. 49 und pag. 69) an, die er als speciellen Verdunstungsapparat deutet. Nach dem oben erwähnten Vermögen, mehr oder weniger auszutrocknen, sollte man aber Fegatella eher wenn nicht zu xerophilen, so doch zu Sumpfpflanzen, die ja auch sowohl auf feuchtem als auch auf trockenem Substrat zu wachsen vermögen, rechnen. Typisch hygrophil ist z. B. Dumortiera und auch Marchantia polymorpha.

Trockenheit niemals zu leiden und doch sind alle Lager pilzhaltig. Es lässt sich darum gar nichts Bestimmtes über die Rolle der Pilzhyphen in den Lagern einiger Marchantien sagen, besonders auch darum, weil die Untersuchung sogleich lehrt, dass diese Pflanzen nicht minder stärkehaltig sind wie die anderen. Beobachtungen an Ort und Stelle müssen vorerst entscheiden, ob auch die Verpilzung wirklich so constant ist, wie aus dem mir zugänglichen Untersuchungsmaterial hervorgeht. Dann könnte man auch nach den Bedingungen spüren, welche diese Verpilzung bestimmen, wobei die Stahl'sche Auffassung des Sinnes der Mycorrhizenbildung ganz bestimmt besonders wichtige Dienste wird leisten können. Auch sind experimentelle vergleichende Untersuchungen mit mehr verschiedenem Material nöthig, um die aufgeworfene Frage über den Nutzen der Verpilzung zu lösen. Leider ist die Lebermoosflora in den Umgebungen von Moskau äusserst arm (nur Marchantia polymorpha und Fegatella conica nebst einigen Riccien), so dass ich auf directe Beobachtung in der Natur verzichten muss. Es schienen mir aber die geschilderten Verhältnisse interessant genug, um publicirt zu werden.

Nachträgliche Bemerkung.

Nachdem schon meine Arbeit an den Verleger abgesandt wurde, machte ich Bekanntschaft mit den Arbeiten von Werner Magnus (I) und William H. Lang (I). Was die erste Arbeit anbetrifft, so finde ich grosse Aehnlichkeit der Abbildungen der Mycorrhiza von Neottia mit der Mycorrhiza der Lebermoose; dagegen ist es mir nicht gelungen, die Veränderungen der Zellen und der Zellkerne zu constatiren, die Magnus an den Zellen von Neottia beobachtet hat. Da die Grösse der Zellkerne bei den Lebermoosen ganz gering ist, ebenso wie die Structur viel einfacher als bei den Samenpflanzen, so sind überhaupt solche Kernveränderungen bei den Lebermoosen viel schwerer zu beobachten; aber auch nach der erneuerten Untersuchung konnte ich weder die Veränderung der Form, noch die Veränderung der Chromatophilie bemerken. Ebenso ist es mir nicht gelungen, Grössenveränderungen an den inficirten und nicht inficirten Zellen zu constatiren, wie eine Differenzirung in Pilzwirth- und Pilzverdauungszellen. Auch die Abbildungen von Lang zeigen grosse Aehnlichkeit mit meinen.

Das Studium dieser Arbeiten erweckte in mir die Ueberzeugung, dass die Aehnlichkeit der Pilzformen bei so verschiedenen Pflanzen nur dadurch erklärt werden kann, dass erstens nur sehr wenige und nahe verwandte Pilze zu der Mycorrhizabildung befähigt sind, und

und dass zweitens diese Pilze eine sehr grosse Verbreitung haben, wahrscheinlich ubiquist sind. Es war darum interessant, solche tropische mycotrophe Pflanzen zu untersuchen, die aus Samen hier in den Glashäusern erzogen werden. In der That fand ich bei der Untersuchung junger Kaffeepflanzen in vielen Fällen eine schön entwickelte Mycorrhiza, wobei die Structur des Pilzes sehr an die der Lebermoose erinnerte, die Vertheilung der Pilzhyphen in der Wurzel aber und die Bildung der Knäuel vollkommen mit den Angaben von Janse (I) übereinstimmte.

Moskau, Botan. Garten der Universität.

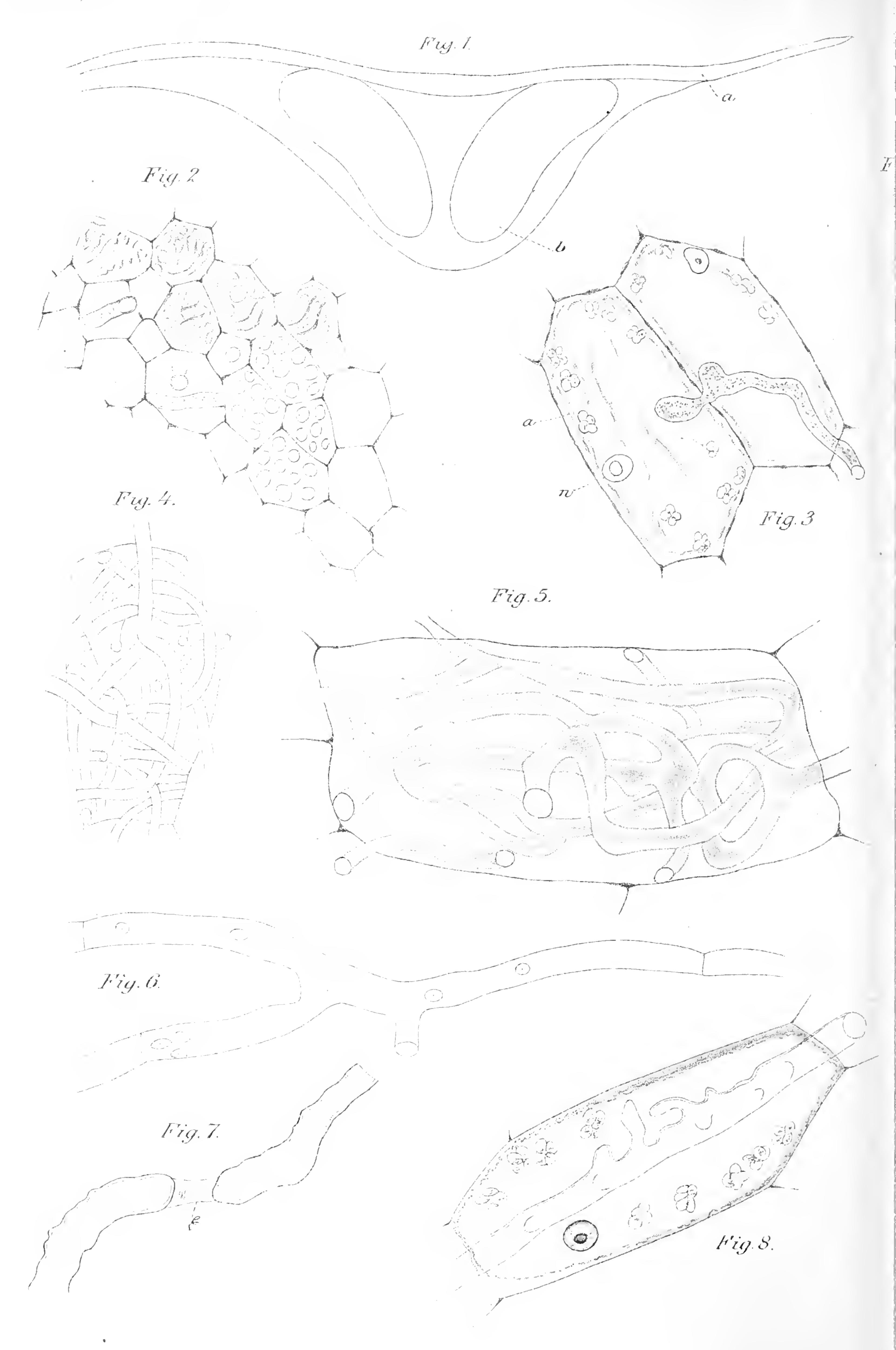
Erklärung der Abbildungen auf Taf. XI.

(Alle Abbildungen sind mit Hilfe von Abbé's Zeichenapparat gezeichnet.)

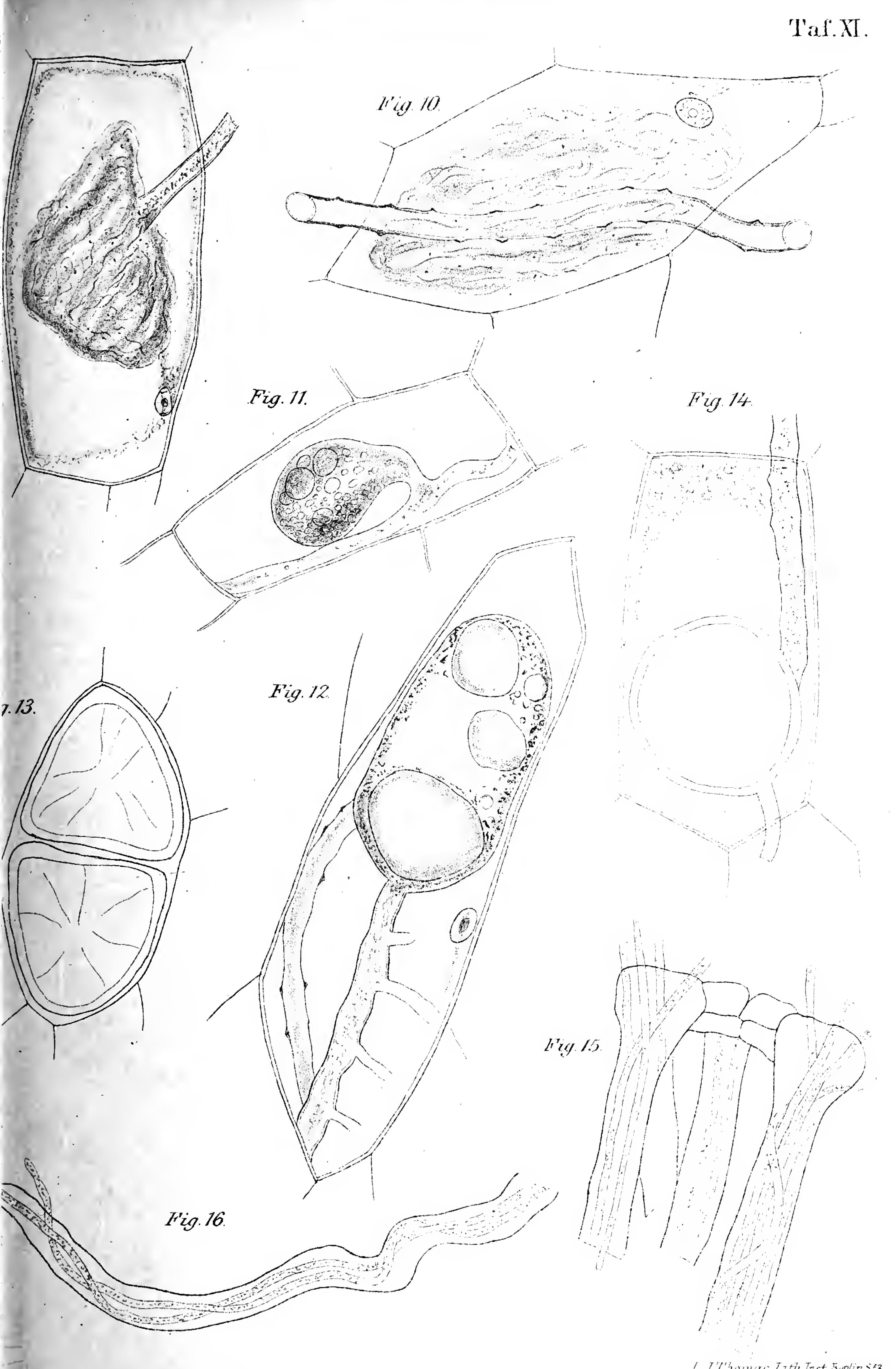
Fig. 1. Querschnitt durch ein Lager (wild) von Preissia commutata. Die Linien zeigen die Grenzen der Zonen von pilzhaltigen violetten Zellen. Vergr. 16.
„ 2. Marchantia palmata. Querschnitt durch die pilzhaltigen Zellen; man sieht die verschieden gehenden Pilzhyphen und Hyphenknäuel. B/2.
„ 3. Preissia commutata. Junge Zelle mit Pilzhyphe. n Zellkern, a Stärke. D/2.
„ 4. „ „ Zelle mit sich schlängelnden Pilzhyphen. D/2.
„ 5. Marchantia paleacea. Eine ebensolche Zelle. D/3.
„ 6. Preissia commutata. Zelle mit Querwänden. D/3.
„ 7. „ „ Zelle mit Zellpfropfen. D/3.
„ 8. „ „ Zelle mit einer Pilzhyphe, die die dünnwandigen Schläuche treibt. D/2.
„ 9. Preissia commutata. Zelle mit einem Knäuel aus dünnwandigen Hyphen. n Zellkern. D/3.
„ 10. Marchantia palmata. Zelle mit einem Knäuel aus dünnwandigen Hyphen. D/3.
„ 11. Marchantia paleacea. Bildung eines blasenartigen Gebildes auf der Hyphe. D/3.
„ 12. Preissia commutata. Hyphen mit Blasen. n Zellkern, o Oeltropfen.
„ 13. Marchantia paleacea. Alte Zelle mit zwei Blasen nach Einwirkung von Xylol. D/3.
„ 14. Preissia commutata. Zelle mit leerer Blase aus altem Theile des Lagers. D/3.
„ 15. Preissia commutata. Glatte Rhizoiden mit Pilzhyphen. B/2.
„ 16. Marchantia palmata. Rhizoidenende mit zwei austretenden Pilzhyphen. B/2.

Litteratur.

Goebel I, Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane.
„ II, Zur vergleichenden Anatomie der Marchantien. Arbeiten aus dem Bot. Inst. Würzburg. Bd. II.
„ III, Ueber javanische Lebermoose. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg Vol. IX.
Gottsche, Lindenberg and Nees ab Esenbeck (I), Synopsis hepaticarum.
Janse, Les endophytes radicaux de quelques plantes javonaises etc. Ann. du jard. de Buitenzorg. Vol. XIV.
Kammerling, Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. Flora 1897.
Lang, W., The prothallus of Lycopodium clavatum. Ann. of Botany. 1899.
Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose. H. VI. 1881.
Magnus, Werner, Studien an der endotrophen Mycorrhiza von Neottia. Pringsh. Jahrb. Bd. 35. 1900.
B. Nemec, Die Mycorrhiza einiger Lebermoose. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. XVII.
Stahl, Der Sinn der Mycorrhizenbildung. Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. XXXIV.
Stephani, Species hepaticarum. 1900.


Fig. 1.
a
b
Fig. 2
Fig. 3
a
n
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
e
Fig. 8.

Taf. XI.



L. J. Thomas, Lith. Inst. Berlin S. 53.

Beiträge zur Biologie der Erysipheen.

Von

F. W. Neger.

2. Mittheilung. [Vergl. Flora Bd. 88 (1901).]

Mit 27 Textfiguren.

II. Die Keimungserscheinungen der Conidien.

Nachdem Zanardini (43) zuerst auf die gelappten Haftscheiben an dem Mycel von *Oidium Tuckeri* aufmerksam gemacht hat, zeigte De Bary (1), dass diese Haftscheiben nicht bei allen *Erysipheen* gleichgestaltet sind. Er unterschied, je nachdem die Haustorien von einer kaum sichtbaren Erweiterung des Mycels oder von einer deutlichen seitlichen, ganzrandigen Aussackung des Mycelfadens, oder endlich von einer gelappten Haftscheibe ihren Ursprung nehmen, haustoria exappendiculata, h. appendiculata, h. lobulata, und verwandte diese Unterschiede nebst anderen Merkmalen zur systematischen Unterscheidung der Arten. De Bary wies auch darauf hin, dass die Bildung der gelappten Haustorien schon bei der Cultur auf Glasplatten zu beobachten ist; er verwandte zu diesem Zweck *Erysiphe Umbelliferarum* und *Microsphaera Mougeottii*. Eine eingehendere Untersuchung der Keimschlauchbildung anderer Arten bei der Cultur in feuchten Kammern schien ihm nicht nothwendig; er sagt (l. c. p. 405): „dass sie bei allen Formen in gleicher Weise erfolgt, ist nach der bei allen übereinstimmenden Structur des fertigen Mycels kaum zweifelhaft." Darin hat sich aber De Bary getäuscht. Schon im vorigen Sommer habe ich gelegentlich einer Prüfung, welche Rolle die Fibrosinkörper, deren Anwesenheit, wie ich (29) gezeigt habe, hauptsächlich die Conidien von *Sphaerotheca* und *Uncinula* charakterisirt, bei der Keimung wohl spielen, die Beobachtung gemacht, dass die Keimung der Conidien bei verschiedenen *Erysipheen* unter gleichen äusseren Bedingungen in sehr ungleicher Weise verläuft. Ich habe deshalb im Laufe dieses Sommers mit einer grossen Anzahl von Mehltaupilzen Keimversuche angestellt, und bin dabei zu einigen bemerkenswerthen Resultaten gelangt.

Es hat sich gezeigt, dass gewisse charakteristische Erscheinungen stets wiederkehren, auch wenn das Conidienmaterial zu verschiedenen Jahreszeiten und an verschiedenen Standorten gesammelt war. Solche Eigenthümlichkeiten dürfen daher wohl als feststehende, die Art kenn-

zeichnende Merkmale aufgefasst werden. Andererseits ergab sich, dass Formen, welche nach der bisher allgemein giltigen Annahme einer und derselben Art angehören, aber auf verschiedenen Pflanzen wachsen, sich auch bei der Keimung der Conidien verschieden verhalten. So weisen die Keimschläuche von *E. Umbelliferarum* beträchtliche Unterschiede auf, je nachdem die zum Keimversuch verwendeten Conidien von *Anthriscus silvestris* oder von *Heracleum spondylium* stammen. Noch auffallender ist die Verschiedenheit in den Keimungserscheinungen der Conidien von *E. communis,* je nach den Wirthpflanzen: *Polygonum aviculare, Ranunculus repens, Galium silvaticum, Trifolium incarnatum* etc. oder von *E. Cichoriacearum* je nach den Wirthpflanzen: *Artemisia vulgaris, Senecio vulgaris, Lactuca muralis, Pulmonaria officinalis* etc.

Bei der geringen Constanz der morphologischen Charaktere, selbst der höchst entwickelten Fruchtform, der Perithecien, welche in jüngster Zeit Salmon (34) bei Abfassung seiner Monographie der *Erysipheen* Veranlassung gegeben hat, eine grosse Anzahl von bisher getrennten Arten zusammen zu fassen, ist die Thatsache, dass die Keimungsvorgänge der Conidien gewisse constante Eigenthümlichkeiten zeigen, wohl von einigem Werth für die Entscheidung der Frage, ob jene Zusammenfassung berechtigt ist oder nicht.

Natürlich muss bei Auswahl der zur Unterscheidung zu verwendenden Merkmale mit Vorsicht vorgegangen werden, da, wie sich gezeigt hat und nach den mannigfaltigen, bei anderen Pilzen gemachten Erfahrungen voraus zu sehen war, die Keimungserscheinungen durch äussere Verhältnisse (Luftzutritt, Wärme, Licht etc.), sowie durch innere Ursachen wesentlich beeinflusst werden.

Erste Bedingung ist, dass stets vollkommen frisches, sehr gut keimfähiges Conidienmaterial zu den Versuchen verwendet wird. An unter Glasglocken auf der betreffenden Wirthpflanze gezüchteten Conidienrasen wird man stets solches Material vorfinden, vorausgesetzt, dass sich nicht — was allerdings zuweilen vorkommt — bei zu üppiger Entwickelung der Conidienrasen und infolge zu seltenen Lüftens fremde Pilze darauf angesiedelt haben; auf mehreren meiner Culturen beobachtete ich massenhafte Entwickelung eines Fadenpilzes: *Acrostalagmus cinnabarinus.* Die Wirkung dieses Parasiten ist sehr verhängnissvoll. Derselbe ist im Stande, in 1—2 Tagen ausgedehnte Conidienrasen zu vernichten.

Die Keimkraft der Conidien leidet sehr unter seinen Angriffen.

Selbstverständlich ist, dass die Keimversuche sämmtlich in der

gleichen Weise ausgeführt wurden, nämlich in kleinen feuchten Kammern im hängenden Tropfen. Da nur die mit der athmosphärischen Luft in Berührung kommenden Conidien normale Keimungserscheinungen aufweisen, so empfiehlt es sich, den Tropfen möglichst seicht zu machen, damit nicht zu viele Conidien ganz untertauchen.

Es kommt aber selbst bei vollkommen frischem Conidienmaterial vor, dass die Keimung aus mir unbekannten Gründen gänzlich ausbleibt oder erst sehr spät eintritt. Aehnliche Erfahrungen wurden auch schon bei *Ustilagineen-* und *Uredineen*sporen gemacht.

Solche aus inneren Ursachen schlecht keimende Conidien zeigen vielfach auch Abweichungen von den normalen Vorgängen und sind deshalb für den vorliegenden Zweck unbrauchbar.[1])

Nach diesen einleitenden Bemerkungen gebe ich im Nachfolgenden eine Uebersicht derjenigen Merkmale, welche bei den verschiedenen Mehlthauspitzen beträchtliche Abweichungen zeigen, für die Art aber mehr oder weniger constant sind:

a) Ort der Entstehung des oder der Keimschläuche. Bekanntlich entbehren die *Erysipheen*conidien der Keimsporen, einer Einrichtung, welche in auffallender Weise besonders den *Uredo*sporen zukommt, bei welch' letzteren ihre Zahl und Anordnung mit Vortheil zur Charakterisirung der Art verwendet wird. Trotzdem, dass also an der reifen *Erysipheen*conidie keine den Austritt der Keimschläuche fixirenden dünneren Stellen vorgebildet sind, kann als Regel gelten, dass die Keimschläuche an den beiden Schmalseiten oder wenigstens in unmittelbarer Nähe derselben ihren Ursprung nehmen. Einige Arten aber machen eine Ausnahme von der Regel, so besonders *Phyllactina corylea, Erysiphe Graminis, Erysiphe* auf *Galeopsis tetrahit, Calamintha acinos* und einige andere auf *Labiaten* schmarotzende Mehlthauspitze.

Bei diesen entstehen die Keimschläuche sehr häufig auch an den Langseiten der Conidie senkrecht zur Längsachse derselben.

b) Die Länge der Keimschläuche, welche zwar je nach dem mehr oder weniger guten Ernährungszustand, in welchem sich die Conidien befinden, etwas schwankt, kann trotzdem für einige Formen innerhalb gewisser Grenzen als constant angesehen werden. Sehr lange Keimschläuche bilden stets die Conidien von *E.* auf *Artemisia vulgaris, Lappa major, Verbascum thapsiforme, Heracleum*

---

1) So beobachtete ich bei *E. Umbelliferarum* von *Heracleum spondylium* an schlecht keimenden Sporen kurze einfache kaum verzweigte Keimschläuche, während die letzteren bei freudig keimenden Conidien reich verzweigt und meist ziemlich lang werden.

spondylium (unter Umständen bis 10fache Sporenlänge), sehr kurze dagegen *E.* auf *Galeopsis tetrahit, Calamintha acinos, Salvia verticillata, Pulmonaria officinalis* u. a. (oft kaum mehr als Sporenlänge). Dass diese kurzen Keimschläuche wirklich für die betreffenden Pilzformen charakteristisch und nicht etwa als eine pathologische Erscheinung anzusehen sind (verursacht entweder durch mangelhaften Ernährungszustand oder ungünstige Culturbedingungen), geht aus folgenden gleichzeitig gemachten Beobachtungen hervor:

1. Die betreffenden Conidien von *Erysiphe* auf *Galeopsis tetrahit* erwiesen sich als infectionskräftig, d. h. es gelang leicht mit Hilfe derselben gesunde Wirthpflanzen (gleicher Art) zu inficiren. (Vergl. Infectionsversuche.)

2. Die Keimschläuche von *Erysiphe* auf *Artemisia, Lappa* etc. werden, wenn die Keimung in einem grossen feuchten Raum, also bei reicherem Luftzutritt, als dies in einer kleinen feuchten Kammer möglich ist, erfolgt, ausserordentlich lang; sie erreichen zuweilen 12- bis 15fache Sporenlänge. Diejenigen von *E.* auf *Galeopsis tetrahit* behalten auch unter diesen offenbar günstigeren Keimungsbedingungen ihre geringe Länge bei.

c) Die Verzweigung der Keimschläuche steht, wie ich zeigen werde, in naher Beziehung zu der Form der Haftscheiben. Bei weitaus den meisten *Erysipheen*-Conidien ist die Verzweigung der Keimschläuche eine geringe; ziemlich reich verzweigt sind dieselben nur bei *Erysiphe* auf *Heracleum spondylium, Anthriscus silvestris, Ranunculus repens;* mässige Verzweigung, meist nur die Ausbildung eines Seitenastes oder eines oder zwei seitlicher Ausstülpungen — und auch dann nur an wenigen Keimschläuchen —, zeigen: *Erysiphe* auf *Labiaten, Capsella bursa pastoris, Centaurea jacea, Eupatorium cannabinum, Galium silvaticum, Lappa major, Plantago major, Pulmonaria officinalis, Senecio vulgaris;* niemals oder nur äusserst selten beobachtete ich Verzweigung der Keimschläuche bei *Erysiphe* auf *Artemisia vulgaris, Melilotus officinalis, Trifolium incarnatum, Robinia pseudoacacia, Phyllactinia corylea* u. a. Lässt man die Conidien statt im hängenden Tropfen in einem nur mit feuchter Luft erfüllten Raum keimen, so wird sehr bald an einem kurzen Keimschlauch ein Appressorium gebildet, d. h. statt des reich verzweigten Keimschlauches tritt ein tiefgelapptes Appressorium, statt des mässig verzweigten eine nur schwach getheilte oder fast ungetheilte Haftscheibe auf; der unverzweigte Keimschlauch verbreitert sich in dem der Glaswand angepressten Theil nur unmerklich.

d) Die Haftscheiben sind nach dem Vorstehenden offenbar nichts anderes als verkürzte Keimschläuche, bezw. Myceltheile. Auf ihre Verwerthung zu systematischen Zwecken hat schon De Bary (s. oben) hingewiesen. Schon bei der oben erwähnten Cultur im feuchten Luftraum zeigte sich, dass die Keimschläuche, indem sie sich mehr oder weniger eng der Glasplatte anschmiegen, in sehr verschiedener Weise auf Contaktreiz reagiren.

Recht anschaulich äussert sich diese verschieden grosse Neigung, Haftscheiben zu bilden, auch, wenn in der feuchten Kammer im hängenden Tropfen zahlreiche Conidien sehr dicht neben einander liegen.

Keimschläuche, welche sehr leicht auf Contactreiz reagiren, bilden Haftscheiben, welche sich einer benachbarten Spore eng anlegen und dieselbe oft mehr oder weniger vollständig umklammern (*Erysiphe* auf *Heracleum spondylium*, *Anthriscus silvestris*, *Ranunculus repens*); andere reagiren zwar auch noch sehr gut auf Berührung, sind aber mit einfacheren, nicht oder nur wenig gelappten Appressorien versehen (*Erysiphe graminis*, *Erysiphe* auf *Galeopsis tetrahit*). Bei wieder anderen besteht die Haftscheibe nur in einer, der Nachbarspore sich anlegenden, wulstartigen Anschwellung des Keimschlauches (*Erysiphe* auf *Trifolium*, *Melilotus officinalis*, *Lappa major*). Bei zahlreichen Arten endlich beobachtete ich nie oder nur sehr selten, dass sich der Keimschlauch an eine Nachbarspore anlegt (*Erysiphe* auf *Artemisia vulgaris*, *Uncinula Salicis*, *Microsphaera Evonymi* u. a.). Von einer Reactionsfähigkeit auf Contactreiz kann bei den Keimschläuchen dieser Arten — wenigstens soweit im Wasser suspendirte Conidien in Betracht kommen — überhaupt nicht mehr die Rede sein. Ob und welche Beziehungen bestehen zwischen diesem verschieden hohen Grad von Reactionsfähigkeit auf Berührungsreiz und sonstigen Lebensäusserungen der betreffenden Arten, entzieht sich zunächst der Einsicht.

e) Verhalten gegen das Licht. Es scheint De Bary vollkommen entgangen zu sein, dass die Conidien vieler *Erysipheen* in auffallender Weise das Bestreben besitzen, bei Ausbildung der Keimschläuche auf das einfallende Licht zu reagiren.

Die Fälle, in welchen mit Sicherheit nachgewiesen worden ist, dass das Licht fördernd auf das Wachsthum der Pilze einwirkt, sind nicht zahlreich. Eine erschöpfende Darstellung dessen, was über diesen Gegenstand bis zum Jahre 1890 bekannt geworden ist, gibt Elfving in seiner Abhandlung: „Studien über die Einwirkung des Lichtes auf die Pilze“. Neuere Untersuchungen ändern nichts an der

Zusammenfassung, welche Elfving auf Grund der von ihm durchgesehenen Litteratur gibt: „Die Anlage der Fruchtkörper vieler Pilze ist vom Licht abhängig, einmal angelegte Fruchtkörper entwickeln sich im Dunkeln weiter, wenn auch häufig in abnormaler Weise; neue werden bei Lichtabschluss nicht angelegt; die vegetativen Zustände der Pilze werden vom Licht nicht beeinflusst.“ (Vgl. auch die Untersuchungen Brefeld's an *Coprinus, Sphaerobolus, Pilobolus* etc. [3 und 5].) Abweichend hievon äussern sich gelegentlich andere Autoren; De Bary glaubt, dass manche *Uredo*-Sporen, z. B. diejenigen von *Uromyces appendiculatus,* lichtbedürftig seien (2); seine Beweisführung ist allerdings nicht überzeugend. Van Tieghem findet, dass die Sporen von *Penicillium glaucum* an der Lichtseite besser keimen, als an der Schattenseite (40).

Andererseits soll die Keimung der Zoosporen von *Peronospora* nach De Bary (2) im Dunkeln besser von Statten gehen als bei Lichtzutritt, und Hofmeister (20) erklärt das Anschmiegen der *Erysiphe*-Keimfäden an das Substrat, sowie das Eindringen der Haustorien in die Epidermiszellen der Wirthpflanze als Folge von negativem Heliotropismus, freilich ohne einen positiven Beweis dafür zu erbringen.

Nach zahlreichen Versuchen, welche ich im Laufe des vorigen und dieses Sommers angestellt habe, kann kein Zweifel bestehen, dass die Keimschläuche der Conidien zahlreicher *Erysipheen* in ganz bestimmter Weise auf das Licht reagiren. Ueber das Wesen dieser heliotropischen Reactionen geben folgende Versuche Aufschluss: Conidien von *Erysiphe* auf *Ranunculus repens* wurden am 25. September Vorm. 10 Uhr frisch von einer üppigen Conidiencultur weg in zwei feuchte Kammern gebracht; die Kammer I wurde mit einem innen geschwärzten Gehäuse, welches an einer Seite mit Oeffnung versehen war, bedeckt. Durch die Oeffnung fiel zerstreutes Tageslicht auf die Cultur.

Die Kammer II wurde daneben gestellt und vollkommen dunkel gehalten. Alle übrigen Factoren (Temperatur, verwendetes Sporenmaterial etc.) waren also für beide Keimversuche vollkommen gleich.

Nach 8 Stunden:

I. Keimschläuche waren an zahlreichen Conidien (etwa 40 %) entstanden; dieselben hatten die Länge von $^1/_2$—$^3/_4$ Conidie und waren sämmtlich dem Licht zugewendet.

II. Nur etwa 15 % der Conidien hatten gekeimt; die Keim-

schläuche waren noch sehr kurz (meist waren nur Andeutungen davon zu sehen) und regellos orientirt.

Nach weiteren 14 Stunden:

I. ca. 55 % der vorhandenen Sporen waren gekeimt, von diesen 82 % dem Licht zugewendet (zahlreiche, während der Nacht neu entstandene Keimschläuche zeigten keine Abhängigkeit vom Licht, wodurch das + heliotropische Keimprocent herabgedrückt wurde);

II. nur etwa 20 % waren gekeimt, die Keimschläuche beträchtlich kürzer als bei I.

Am 30. September zeigte sich in I das absolute Keimprocent noch grösser, das + heliotropische Keimprocent kleiner als am 26. Sept., in II war das Keimprocent wie die Länge der Keimschläuche immer noch beträchtlich kleiner als in I.

Ein Versuch mit Conidien von *Erysiphe* auf *Artemisia vulgaris* unter gleichen Bedingungen angestellt, ergab folgendes Resultat:

Aussaat der Conidien 25. Sept.

I. am 26. September Vorm. 8^h waren 35 % gekeimt, davon 91 % + heliotropisch;

II. am 26. September Vorm. 8^h waren 2 % gekeimt.

Die Kammer II wurde jetzt in der oben angegebenen Weise einseitiger Beleuchtung exponirt; am 30. Sept. waren die meisten Sporen ausgekeimt, davon 80—90 % + heliotropisch.

Die vorstehend beschriebenen Fälle sind aus einer grösseren Reihe von Versuchen herausgegriffen, welche sämmtlich ein ziemlich genau übereinstimmendes Resultat ergeben haben.

In manchen Fällen war das + heliotropische Keimprocent in I nicht immer gleich hoch, andererseits das absolute Keimprocent in II nicht immer gleich niedrig; diese Schwankungen sind jedenfalls auf innere Ursachen zurück zu führen, für welche ich keine Erklärung finden kann.

Ich möchte nicht verschweigen, dass meiner Beobachtungsmethode ein geringfügiger Fehler anhaftet, welcher sich nicht wohl umgehen liess.

Im hängenden Tropfen — selbst wenn derselbe sehr seicht ist — können die Keimschläuche bei der geringsten Erschütterung eine kleine Bewegung erfahren, wodurch das Bild ihrer Richtung verändert wird. Andererseits sind feste Nährböden, z. B. Agaragar, für diese Versuche nicht wohl geeignet, da auf ihnen die Keimprocesse nicht in normaler Weise verlaufen.

Der durch etwaige Verschiebung der Keimschläuche beim Zählen

der Keimproben entstandene Fehler ist aber bei vorsichtiger Handhabung so gering, dass er wohl vernachlässigt werden darf.

Aus den oben beschriebenen Versuchen gehen zwei Thatsachen mit Sicherheit hervor:

a) Belichtung begünstigt die Entstehung von Keimschläuchen, weshalb diese hauptsächlich an der belichteten Seite der Conidien ihren Ursprung nehmen.

b) Dem Licht ausgesetzte Keimschläuche wachsen schneller als in Dunkelheit gehaltene.

Ein Unterschied in der Wirkungsweise zwischen zerstreutem Tageslicht und directem Sonnenlicht scheint nicht zu bestehen.

Wie schon oben erwähnt wurde, ist das + heliotropische Keimprocent zu Beginn der Keimung am grössten und nimmt mit zunehmendem absolutem Keimprocent stetig ab, was einerseits darauf zurück zu führen ist, dass an den während der Nacht zur Keimung gelangten Conidien die Keimfäden nicht nach dem Licht orientirt sind, andererseits vielleicht darauf, dass manche Conidien für den Lichtreiz weniger empfänglich zu sein scheinen. Ihre Keimschlauchbildung wird offenbar verhältnissmässig spät durch andere (innere?) Factoren ausgelöst.

Ferner ist zu bemerken, dass die Keimschläuche mit zunehmendem Alter ihren positiven Heliotropismus mehr oder weniger einbüssen, was sehr wohl zu verstehen ist, da sich bald andere für die Ernährung des neu gebildeten Mycels wichtigere Erfordernisse geltend machen. Und so beobachtet man sehr häufig (s. die nachstehenden Figuren), dass die Keimschläuche, nachdem sie eine Strecke weit dem Licht entgegen gewachsen sind, im Bogen oder in einem spitzen Winkel umkehren und offenbar in ihrer nächsten Umgebung nach einem zur Bildung eines Haustoriums geeigneten Substrat suchen, bis sie schliesslich an Erschöpfung zu Grunde gehen.[1])

Nicht bei allen von mir untersuchten *Erysipheen*-Arten ist die Orientirung der Keimschläuche nach dem einfallenden Licht gleich deutlich und auffallend. Neutral oder nahezu neutral verhalten sich die Keimschläuche der Conidien von *Erysiphe* auf *Cerinthe minor, Melilotus officinalis, Robinia pseudoacacia, Heracleum spondylium, Polygonum aviculare, Uncinula salicis, U. Aceris, Phyllactinia corylea, Erysiphe graminis.*

Undeutlich nach dem Licht orientirt sind dieselben (60—70 %)

---

1) Vergleiche die Beobachtung Büsgen's (7).

bei *Erysiphe* auf *Salvia verticillata, Centaurea jacea, Trifolium incarnatum, T. medium* u. a.

Deutlicher + Heliotropismus dagegen (70—100 %) zeigt sich bei: *E.* auf *Eupatorium cannabinum, Artemisia vulgaris, Ranunculus repens, Anthriscus silvestris, Senecio vulgaris, Plantago major, Lactuca muralis, Lappa major, Galium silvaticum, Verbascum thapsiforme, Galeopsis tetrahit* (100 %), *Calamintha Acinos, Symphythum tuberosum, Pulmonaria officinalis,* ferner *Trichocladia Astragali, Microsphaera Evonymi* u. a.

Es erübrigt noch die Frage zu erörtern, welche biologische Bedeutung wohl dieses „Reagiren auf Lichtreiz" haben könnte. Bei höheren Pflanzen sind bisher nur wenige Fälle von einer fördernden Wirkung des Lichtes auf die Keimung der Samen bekannt geworden. Sichere Angaben existiren für die folgenden Pflanzen: *Viscum album* (nach Wiesner: 41), *Poa*-Arten (nach Stebler 37), *Agrostis stolonifera* und *Nicotiana macrophylla* (nach Cieslàr: 8) und endlich *Veronica peregrina* (nach Heinricher: 19).

Am nächsten liegt uns ein Vergleich mit der parasitischen Mistel. Man hat die Abhängigkeit der Keimung vom Licht bei dieser Pflanze dahin gedeutet, dass es für die Samen dieses Parasiten vortheilhafter ist, wenn sie an einem dem Licht exponirten Platz — ein solcher ist z. B. eine Baumkrone — keimen, als an einem dunkeln Ort, z. B. auf dem Erdboden unter Laub, weil im ersteren Fall die Möglichkeit, einen günstigen Nährboden zu finden, mehr verbürgt ist, als im zweiten Fall.

Aehnliche Beziehungen mögen auch für die *Erysipheen*-Conidien in Betracht kommen, insofern als an lichten Stellen — z. B. an den obersten jugendlichen Theilen der Wirthpflanze, auf welche die Sporen aufgefallen sind — die Aussicht mit Hilfe der Haustorien in das Substrat einzudringen, grösser ist, als an den älteren, und dem entsprechend beschatteten Pflanzentheilen.

Uebersicht über die Keimungserscheinungen der Conidien bei den einzelnen Arten.

Nachstehende Beschreibungen mögen zur Ergänzung des oben Gesagten dienen:

1. *Erysiphe* auf *Anthriscus silvestris.*

Keimversuche: 14. VIII., 3. IX., 11. IX. Keimung erfolgt leicht. Keimschläuche ziemlich lang, 3—5fache Sporenlänge, meist erst nahe

der Spitze verzweigt; an Glasplatten oder an benachbarte Conidien werden gelappte Appressorien angelegt. 80—85 % dem Licht zuwachsend. (Fig. 1.)

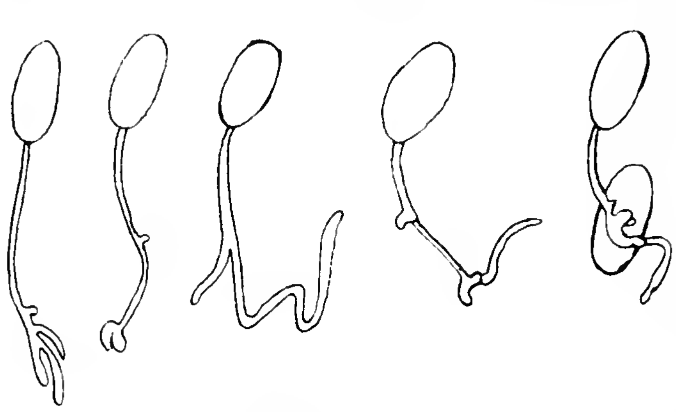


Fig. 1.

2. Erysiphe auf *Heracleum spondylium.*

Keimversuche: 20. VIII., 22. VIII., 23. VIII., 3. X., 10. IX., 14. IX. Keimung erfolgt meist sehr leicht. Keimschläuche reich verzweigt, hirschgeweihähnlich, 5—7fache Sporenlänge, nicht nach dem Licht orientirt (oder nur undeutlich), Appressorien (an Glasplatten oder benachbarten Conidien) reich gelappt. (Fig. 2.)

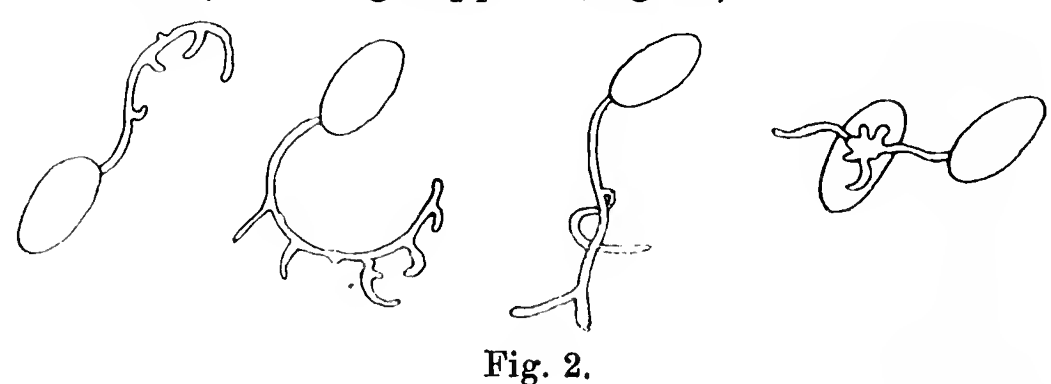


Fig. 2.

3. Erysiphe auf *Ranunculus repens.*

Keimversuche: 3. IX., 15. IX., 25. IX. Keimung erfolgt meist leicht. Keimschläuche gerade oder verbogen, wenig, und dann oft sehr charakteristisch wickelartig sympodial verzweigt, sehr deutlich nach dem Licht orientirt 90—100 % (s. oben im allgemeinen Theil), erreichen 2—4fache Sporenlänge. Appressorien gelappt. Die Keimschläuche dieser Form reagiren sehr auf Contactreiz, indem sich dieselben sehr gerne mittelst ihrer Appressorien an benachbarte Conidien anlegen. (Fig. 3.)

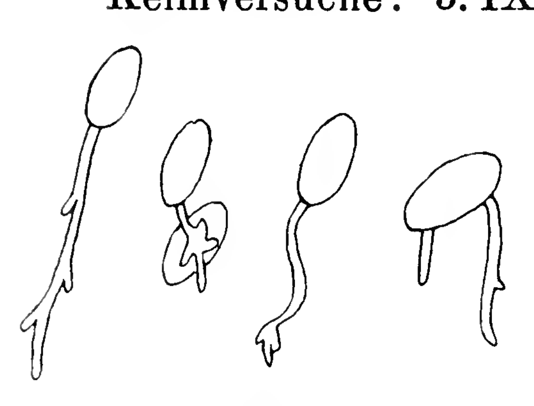


Fig. 3.

Die drei Formen (*E.* auf *Anthriscus, Heracleum* und *Ranunculus*) zeigen in der Keimschlauchbildung viele Beziehungen zu einander; trotzdem lassen sich constante Unterschiede aufrecht erhalten.

Wesentlich weichen die folgenden ab, welche gemeinhin als zur gleichen Art (*E. Polygoni*) gehörig betrachtet werden.

4. *Erysiphe* auf *Galium silvaticum.*

Keimversuche: 20. VIII., 3. IX., 19. IX., 22. IX., 26. IX. Die Keimung erfolgt häufig schwer und mangelhaft. Keimschläuche wenig verzweigt, meist nur mit 1—2 kleinen seitlichen Höckern, erreichen 2—3fache Sporenlänge und endigen oft in eine stark lichtbrechende Blase (Riesenzelle?) 85—95 % + heliotropisch; keine gelappten Appressorien. (Fig. 4.)

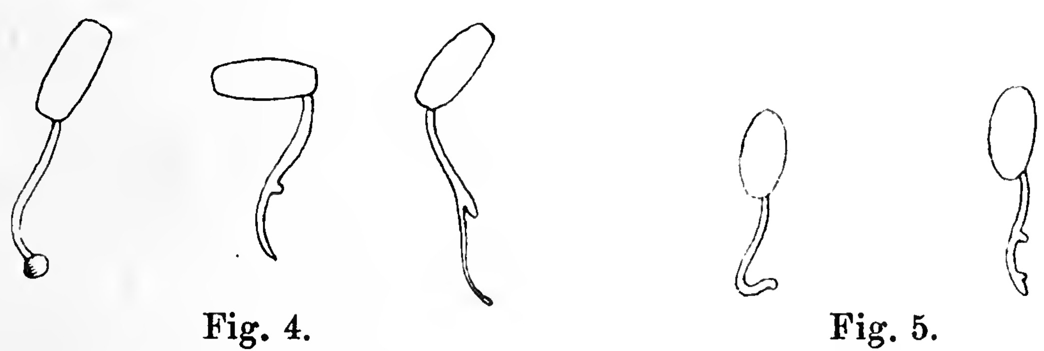


Fig. 4. Fig. 5.

5. *Erysiphe* auf *Capsella bursa pastoris.*

Keimversuch: 22. IX. Die Keimung erfolgt leicht. Gestalt der Keimschläuche ähnlich wie bei voriger, ca. 90 % + heliotropisch; keine gelappten Appressorien. (Fig. 5.)

Ziemlich übereinstimmende Keimungserscheinungen weisen die Conidien der auf Leguminosen wachsenden Mehlthaue auf; z. B.:

6. *Erysiphe* auf *Trifolium incarnatum* (und *T. medium*).

Keimversuche: 9. IX., 11. IX., 12. IX., 13. IX., 23. IX., 26. IX. Keimung erfolgt meist mässig gut. Länge der Keimschläuche = 4—5fache Sporenlänge; meist nicht oder nur undeutlich nach dem Licht orientirt (höchstens 60—70 %); keine gelappten Appressorien. (Fig. 6.)

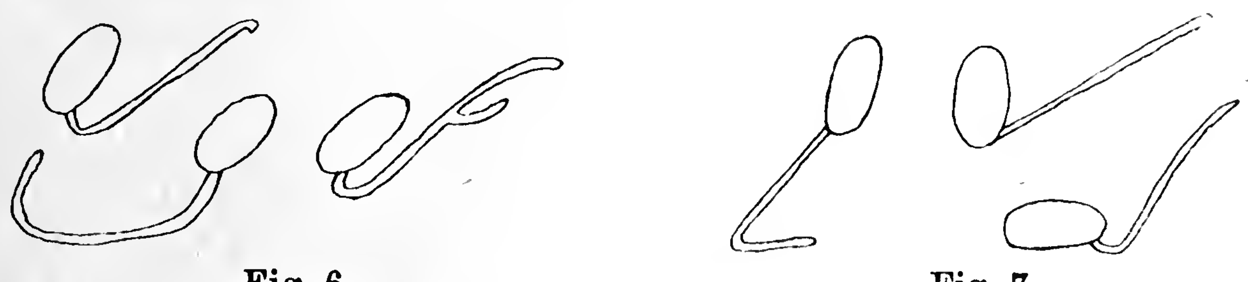


Fig. 6. Fig. 7.

7. *Erysiphe* auf *Melilotus officinalis.*

Keimversuche: 20. VIII., 30. VIII., 26. IX. Keimung erfolgt meist mässig gut. Die Keimschläuche lassen keine Orientirung nach dem Licht erkennen; keine gelappten Appressorien.

Bei diesen wie den bei den vorhergehenden Formen (auf *Trifolium*) zeichnen sich die Keimschläuche stets dadurch aus, dass ihr plas-

matischer Inhalt eine eigenthümliche krümmelige Beschaffenheit erkennen lässt, was bei anderen Arten nur ausnahmsweise vorkommt. (Fig. 7.)

8. *Erysiphe* auf *Robinia pseudoacacia.*

Keimversuche: 16. IX., 22. IX. Keimung erfolgt meist mässig gut. Keimschläuche kaum nach dem Licht orientirt (50—60 %). Keine gelappten Appressorien; Keimschlauchinhalt sehr oft krümmelig. (Fig. 8.)

Die Erysipheformen, welche gewöhnlich als zu *Erysiphe Cichoriacearum* gehörig betrachtet werden, zeigen auffallende Unterschiede in der Keimschlauchbildung. Als Typen seien vorangestellt *E.* auf *Artemisia vulgaris, E.* auf *Lappa* und *E.* auf *Verbascum thapsiforme.*

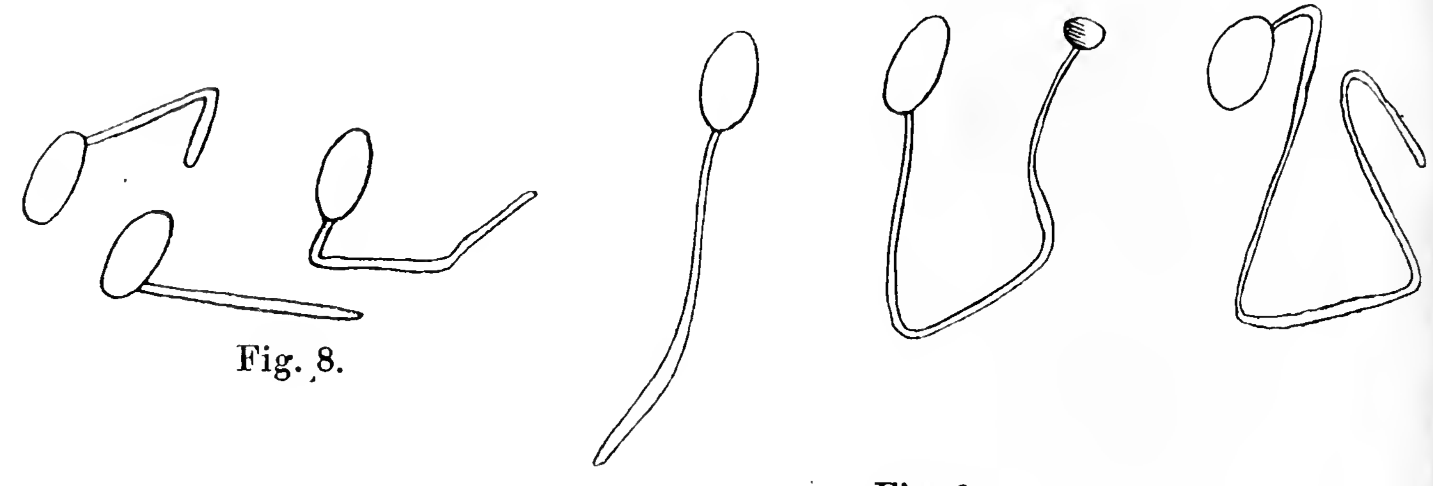


Fig. 8.

Fig. 9.

9. *Erysiphe* auf *Artemisia vulgaris.*

Keimversuche ca. 30—35. Keimkraft meist vorzüglich. Keimschläuche oft sehr lang (bei reichem Luftzutritt 10—12fache Sporenlänge oder noch länger. Am Ende des Keimschlauches entsteht oft eine stark lichtbrechende Blase; 70—90 % + heliotropisch (s. auch oben im allgemeinen Theil). Keine gelappten Appressorien. (Fig. 9.)

10. *Erysiphe* auf *Lappa major.*

Keimversuche: 20. VIII., 30. VIII., 9. IX., 14. IX., 30. IX., 1. X. Die Keimung erfolgt meist sehr gut, Keimschläuche sehr lang, besonders bei reichem Luftzutritt (8—10fache Sporenlänge) 75—90 % + heliotropisch; keine gelappten Appressorien. (Fig. 10).

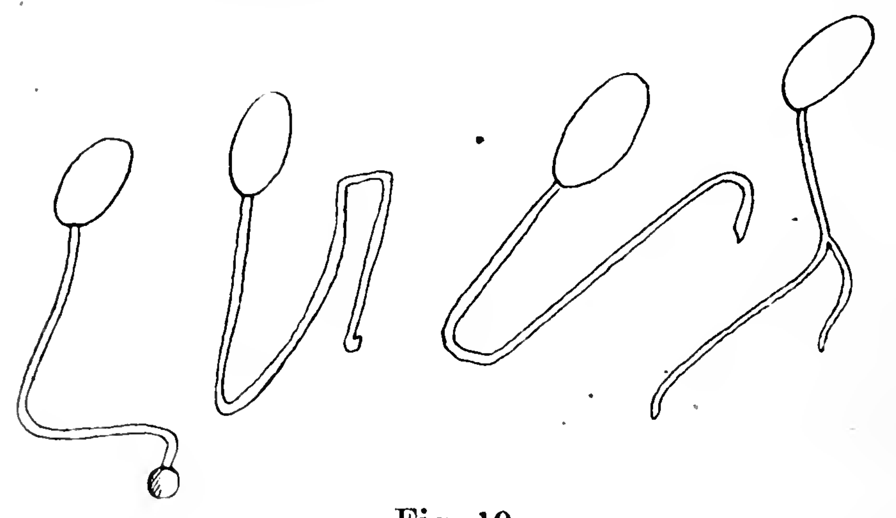


Fig. 10.

11. Erysiphe auf *Verbascum thapsiforme.*

Keimversuche: 20. VIII., 28. VIII., 9. IX., 14. IX., 23. IX., 24. IX. Die Keimung erfolgt meist gut. Keimschläuche sehr lang, wenig gebogen, bei reichem Luftzutritt bis 10fache Sporenlänge; ca. 90 % + heliotropisch. Keine gelappten Appressorien. (Fig. 11.)

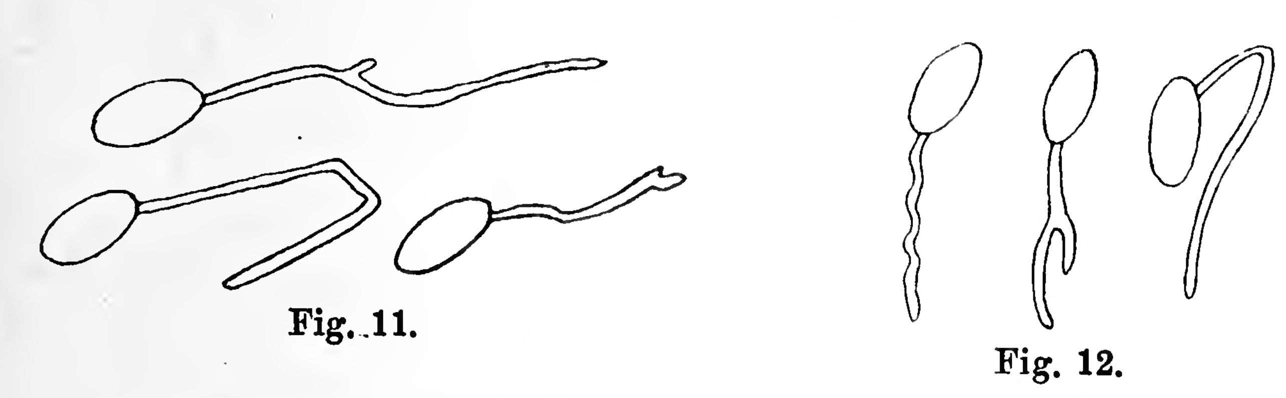


Fig. 11. Fig. 12.

12. Erysiphe auf *Senecio vulgaris.*

Keimversuche: 26. VIII., 19. IX., 22. IX., 26. IX. Die Keimung erfolgt sehr gut, bleibt jedoch zuweilen aus unbekannten Gründen vollständig aus. Die Keimschläuche erreichen 2—3fache Sporenlänge, sind selten verzweigt; ca. 75 % + heliotropisch. Keine gelappten Appressorien. (Fig. 12.)

13. Erysiphe auf *Plantago major.*

Keimversuche: 22. VIII., 3. IX., 12. IX., 28. IX. Keimkraft sehr verschieden, oft sehr gut, zuweilen aber unterbleibt die Keimung vollständig. Keimschläuche 2—3 fache Sporenlänge erreichend, häufig wellig hin und her gebogen, 90—95 % + heliotropisch; keine gelappten Appressorien. (Fig. 13.)

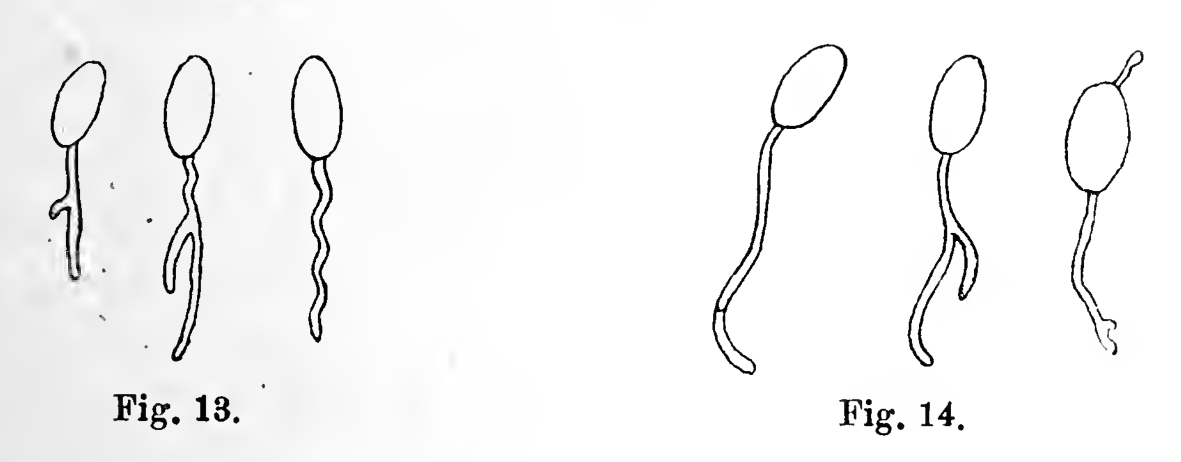


Fig. 13. Fig. 14.

14. Erysiphe auf *Eupatorium cannabinum.*

Keimversuche: 9. IX., 11. IX., 16. IX., 22. IX. Keimung erfolgt meist sehr gut. Keimschläuche erreichen 4—5 fache Sporenlänge, selten verzweigt. 80—90 % + heliotropisch; keine gelappten Appressorien. (Fig. 14.)

15. Erisyphe auf *Centaurea jacea.*

Keimversuche: 22. IX., 24. IX. Die Keimung erfolgt meist gut. Keimschläuche von 2—3facher Sporenlänge, selten schwach verzweigt. 60—70 % +heliotropisch; keine gelappten Appressorien. (Fig. 15.)

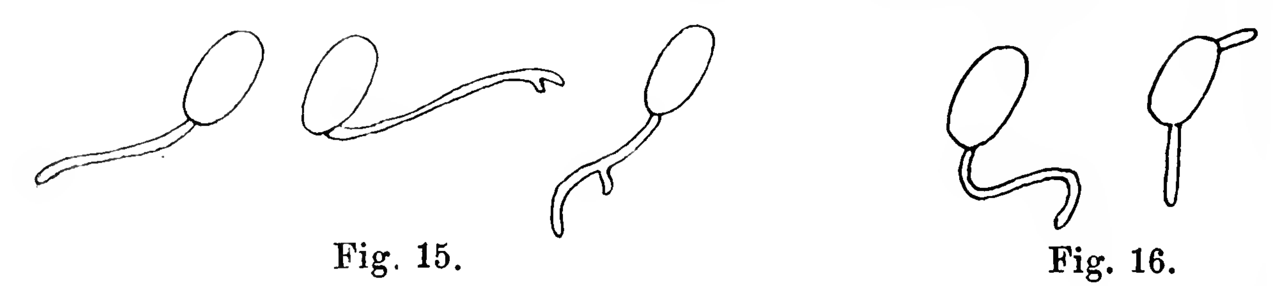


Fig. 15. Fig. 16.

16. Erysiphe auf *Hieracium murorum.*

Keimversuche: 4. VII., 9. IX., 16. IX. Die Keimung erfolgt in den meisten Fällen sehr mangelhaft und macht nur sehr langsame Fortschritte, selbst bei Anwendung von durchaus frischem Conidienmaterial. Keimschläuche kurz, gerade oder wenig gekrümmt, ca. 80 % + heliotropisch; keine gelappten Appressorien. (Fig. 16.)

17. Erysiphe auf *Lactuca muralis.*

Keimversuche: 20. VIII., 3. IX., 10. IX., 4. X. Keimung oft sehr mangelhaft. Keimschläuche kurz, 1—2fache Sporenlänge, gerade oder wenig gekrümmt, oft mehrere an einer Spore, 75—80 % +heliotropisch; keine gelappten Appressorien. (Fig. 17.)

Von den vorstehend beschriebenen Keimversuchen gaben ziemlich übereinstimmende Resultate: 9., 10. und 11., ferner 12., 13., 14. und 15., am meisten weichen ab 16. und 17.; bei letzteren beiden erhält man den Eindruck, dass hier Formen vorliegen, welche sich auf dem Wege der Degeneration befinden; damit stimmt auch überein die oft nur kümmerliche Ausbildung der Conidienrasen, sowie, dass niemals [1]) Perithecien gebildet werden.



Fig. 17. Fig. 18.

18. Erysiphe auf *Pulmonaria officinalis*
(sowie *Symphytum tuberosum, Echium vulgare, Cerinthe minor, Lithospermum arvense*).

Keimversuche: 14. VII., 16. VII., 26. VIII., 3. IX., 15. IX., 22. IX., 1. X. Die Keimung erfolgt mässig gut, zuweilen unterbleibt sie ganz.

1) Nach meinen bisherigen Erfahrungen.

Alle *Erysiphe*-Formen auf den oben erwähnten Wirthpflanzen stimmen so vollständig überein bezüglich der Keimungsvorgänge, dass es überflüssig ist, die letzteren einzeln zu beschreiben. In allen Fällen ist der Keimschlauch durch seine gedrungene Gestalt von demjenigen der meisten Formen von *Erysiphe Cichoriacearum* ausgezeichnet, er erreicht kaum doppelte Sporenlänge, ist häufig schraubenartig gewunden; nur hinsichtlich der Reactionsfähigkeit auf das Licht bestehen einige Unterschiede, z. B. bei *Pulmonaria* ergaben sich ca. 80 % + heliotropisch, bei *Cerinthe minor* höchstens 60 %. Appressorien werden gebildet, aber sind meist nur eine erweiterte Ausbuchtung des Keimschlauches. (Fig. 18.)

Nach dem Vorstehenden kann wohl nicht daran gezweifelt werden, dass sich die *Erysiphe* auf *Boragineen* von *Erysiphe Cichoriacearum* specifisch unterscheidet (s. unten: Infectionsversuche).

Auch die auf Labiaten wachsenden Erysiphearten zeigen in den Keimungserscheinungen der Conidien Uebereinstimmung, wie die folgenden Versuche zu erkennen geben:

19. Erysiphe auf *Galeopsis tetrahit.*

Keimversuche: 14. VII., 9. IX., 20. IX. Die Keimung erfolgt in der Regel gut, die Keimschläuche bleiben meist sehr kurz (auch bei reichlichem Luftzutritt); sie erreichen selten mehr als Sporenlänge, sind selten verzweigt, stark + heliotropisch (oft 100 %). Die Apressorien, welche hie und da entstehen, wenn sich ein Keimschlauch an eine benachbarte anlegt, sind nicht oder nur schwach gelappt. (Fig. 19.)



Fig. 19. Fig. 20.

20. Erysiphe auf *Galeobdolum luteum.*

Keimversuche: 3. IX., 11. IX. Keimung in der Regel gut. Die Keimschläuche sind nach Grösse, Gestalt, Wachsthumsrichtung (95—100 % + heliotropisch) fast genau gleich denjenigen von 19, desgleichen die Appressorien. (Fig. 20.)

21. Erysiphe auf *Calamintha acinos.*

Keimversuch: 14. VII. Keimung gut, Keimschläuche annähernd wie oben. 95 bis 100 % + heliotropisch. (Fig. 21.)

Fig. 21.

22. *Erysiphe* auf *Salvia verticillata.*

Keimversuche: 30. IX., 1. X. Keimung mässig gut. Die Keimungserscheinungen weichen etwas ab von denjenigen in 19—21, wie denn auch die *Erysiphe* auf *Salvia verticillata* durch ihr jahreszeitlich spätes Auftreten auffällt. Die Keimschläuche entstehen nie an den Langseiten der Conidien, was bei den anderen *Labiaten*-Mehlthauen häufig vorkommt, und sind kaum nach dem Licht orientirt (60—65 %). Die Form der Keimschläuche und Appressorien allerdings ist kaum verschieden von derjenigen in den Versuchen von 19—21. (Fig. 22.)

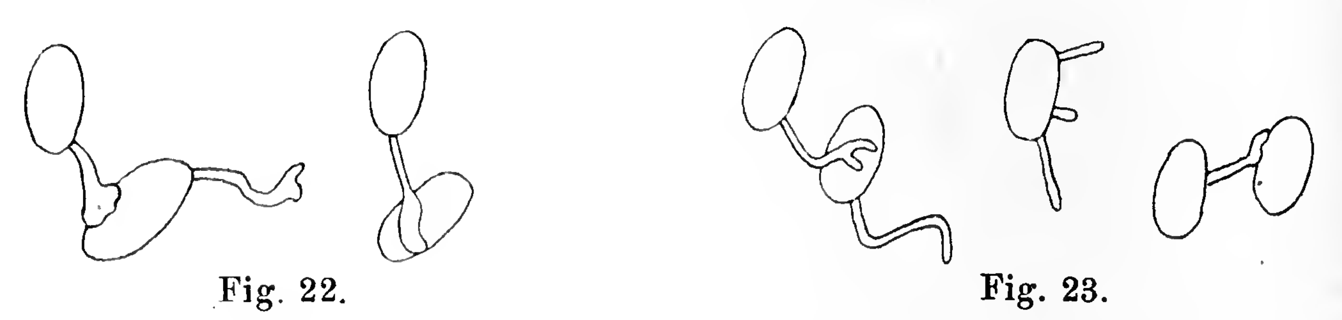


Fig. 22. Fig. 23.

Erysiphe graminis auf *Dactylis glomerata.*

Keimversuche: 25. VIII., 30. VIII., 3. IX., 1. X., 4. X. Die Keimung erfolgt oft sehr schwer und langsam oder bleibt hartnäckig ganz aus. Keimschläuche sehr kurz, dünn, nicht selten an den Langseiten entspringend, meist nicht verzweigt, nicht nach dem Licht orientirt.

Beim Anlegen der Keimschläuche an benachbarte Conidien bilden sich häufig kurze Auszweigungen oder breite Haftscheiben. (Fig. 23.)

Es wurden ausserdem noch einige weitere Keimversuche angestellt, welche aber nichts Bemerkenswerthes bieten: *Erysiphe* auf *Polygonum aviculare* (ähnlich *E.* auf *Ranunculus repens*), und *E.* auf *Aposeris foetida* (ähnlich *E.* auf *Hieracium murorum*), *E.* auf *Hypericum perforatum* und *H. montanum* (ähnlich *E.* auf *Melilotus*).

Sphaerotheca.

Zur Untersuchung gelangten *Sph. Castagnei* auf *Spiraea ulmaria, Humulus lupulus, Taraxacum officinale,* ferner *Sph. Epilobii, Sph. pannosa.*

In sehr vielen Fällen blieb die Keimung ganz aus, in einigen wurde eine kümmerliche Keimschlauchentwickelung beobachtet. Dass *Sphaerotheca*-Conidien sehr schwer keimen, hat auch Rauch (33) bei seinen Versuchen, die Keimungsbedingungen einer auf *Verbena hybrida* schmarotzenden *Sphaerotheca* zu ermitteln, erfahren.

Durch starke Abkühlung wird — wie auch Salmon (35) beobachtet hat — die Keimschlauchbildung befördert.

Versuch: Am 9. IX. wurden Blätter von *Humulus lupulus* mit frischen Conidienrasen in einer Blechdose eingeschlossen, 24 Stunden in Eis gelegt; die am 10. IX. mit diesen Conidien angelegten Keimversuche zeigten am 11. IX. bei etwa 10 % Keimschlauchbildung. Die Keimfäden waren kurz, ziemlich dick und nicht nach dem Licht orientirt.

In einem anderen Versuch (16. IX.) zeigte sich, dass ohne vorhergehende Abkühlung nach achttägigem Liegen in der feuchten Kammer verhältnissmässig viele Conidien ausgekeimt waren. In vielen Fällen aber war selbst nach 20—25 tägigem Liegen in der feuchten Kammer noch keine Keimung eingetreten. Hopfendecoct als Nährlösung verwendet, fördert die Keimthätigkeit nicht.

Die Keimungserscheinungen der *Sphaerotheca*-Arten wurden angesichts dieser negativen Erfolge nicht weiter verfolgt, um so mehr, als auch die Infectionsversuche sehr unbefriedigende, zu weiteren Schlüssen nicht berechtigende Resultate ergaben.

Auch mit Conidien von *Trichocladia Astragali* (auf *Astragalus Glycyphyllus*), *T. tortilis* (auf *Cornus sanguinea*), *Microsphaera Evonymi* (auf *Evonymus europaeus*) wurden Keimversuche angestellt. Dieselben boten aber nichts Bemerkenswerthes und mögen deshalb hier übergangen werden.

Uncinula Salicis auf *Salix purpurea.*

Keimversuche: 20. VIII., 26. VIII., 2. IX. Keimkraft sehr gut. Keimschläuche stets wellig hin und her gebogen, nicht oder nur undeutlich nach dem Licht orientirt (höchstens 60 %), erreichen ca. 6 fache Sporenlänge; keine gelappten Appressorien.

Uncinula Aceris auf *Acer pseudoplatanus* und *A. campestre.*

Ich habe früher (29) schon darauf aufmerksam gemacht, dass die Conidien mancher *Erysipheen* je nach den Culturbedingungen verschiedene Grösse und Gestalt zeigen, weshalb es unzweckmässig ist, den Grössenverhältnissen der Conidien die Bedeutung eines Artmerkmals beizulegen. In sehr auffallender Weise beobachtete ich diese Verschiedenheit der Conidiengrösse bei *Uncinula Aceris,* wo man geradezu von einem „Dimorphismus der Conidien“ sprechen könnte. Erfolgt die Infection an der Unterseite ausgewachsener Blätter von *Acer pseudoplatanus* (die Oberseite ist nur bei jungen Blättern dieser Art sowie bei *Acer campestre* für die Infection empfänglich), so bilden sich die bekannten bläulich-weissen Flecken, welche aus Mycel- und

sehr zarten Conidienrasen bestehen. Unter sehr günstigen Bedingungen — saftige Blätter, feuchter Standort — entwickeln sich die Conidienrasen in normaler Weise und haben schliesslich das sammetartige Aussehen wie bei anderen *Erysipheen*. Bei näherem Zusehen kann man dann schon mit blossem Auge die Conidienketten erkennen. Die einzelnen Conidien solcher üppig entwickelten Rasen zeichnen sich durch beträchtliche Grösse (27—38 μ), ziemlich abgerundete Enden und gute Keimfähigkeit aus, sowie dadurch, dass nur wenige Conidien den Träger krönen, indem dieselben frühzeitig abfallen. Untersucht man nun einen Conidienrasen, welcher — meist auf älteren Blättern und an trockenen Standorten gebildet — nur als bläulich-weisser Flecken erscheint, so zeigt sich, dass die Conidien ausserordentlich lange im gegenseitigen Verband bleiben und demnach in langen, rankenartigen Ketten (aus 20—30 Conidien gebildet) abfallen, an den Enden wenig abgerundet und bedeutend kleiner sind — in der Flächenansicht oft nur $^1/_{10}$ der normalen Conidien (Fig. 24). Sehr bemerkenswerth ist, dass dieselben auf keine Weise zum Keimen gebracht werden konnten. Dass wir es aber hier wirklich nur mit verkümmerten Conidienbildungen zu thun haben, und nicht etwa mit einer ganz verschiedenen Sporenform, geht aus Folgendem hervor:

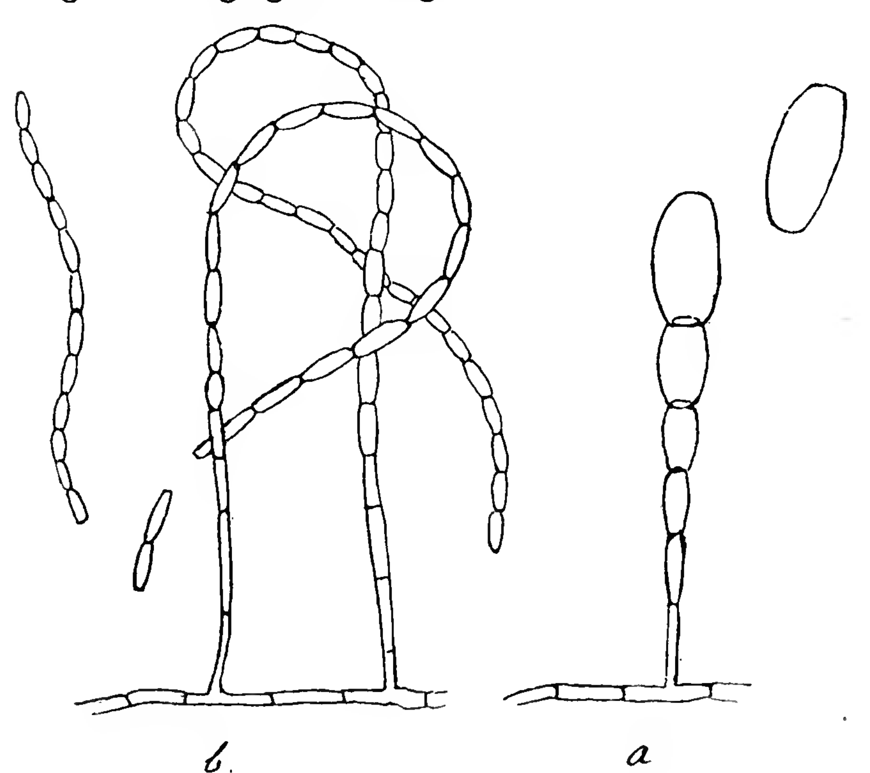


Fig. 24. *a* Normale, *b* Hunger-Conidien.

1. Bei Untersuchung zahlreicher mehlthaukranker Ahornblätter gelingt es leicht, alle Uebergänge von den winzig kleinen, nahezu cylindrischen, bis zu den normalen grossen, abgerundeten Conidien zu verfolgen.

2. Auch den kleinsten von mir beobachteten Conidien (ca. 8 μ) fehlen nicht die gerade bei *Uncinula Aceris* besonders deutlichen und leicht erkennbaren Fibrosinkörper, Gebilde, welche, wie Zopf (44) zuerst nachgewiesen hat, charakteristisch sind für die Conidien zahlreicher *Erysipheen*.

Allem Anschein nach ist die Bildung jener verkümmerten Conidien

auf ungünstige Ernährungsbedingungen zurückzuführen — weshalb ich sie „Hungerconidien“ nennen möchte —; wenigstens habe ich sie nie an jungen, zarten, einen günstigen Nährboden darstellenden Pflanzentheilen beobachtet, sondern vielmehr an ausgewachsenen Blättern, deren dicke Cuticula offenbar dem Eindringen der Haustorien kräftigen Widerstand leistet. Vier Versuche, welche ich anstellte, mittels der Hungerconidien gesunde Ahornpflanzen zu inficiren, blieben erfolglos, während in Parallelversuchen bei Anwendung der normalen keimfähigen Conidien die Infection nur ein Mal ausblieb.

Das ausserordentlich häufige Vorkommen dieser reducirten Conidien lässt indessen auch vermuthen, dass hier die Tendenz zu einer Rückbildung der normalen Conidien besteht, welche schliesslich vielleicht mit einem vollkommenen Verschwinden der letzteren ihren Abschluss findet. Nur ist nicht einzusehen, was dann an ihre Stelle tritt und die Function der Verbreitung des Pilzes während des Sommers übernimmt. Allerdings gibt es nicht wenige Mehlthaupilze, bei welchen die Conidiengeneration stellenweise sehr spärlich auftritt, z. B. *Phyllactinia corylea, Microsphaera* auf *Viburnum opulus* u. a., welche aber auch ohne Conidienerzeugung ganz gut bestehen. Wenn jene reducirten Conidien von *Uncinula Aceris* thatsächlich — wie es den Anschein hat — die Fähigkeit zu keimen verloren haben, welchen Zweck hat es dann, dass trotzdem so ungeheure Massen davon erzeugt werden?

Möglicherweise sind sie als Analogon zu den bekannten, grösstentheils keimunfähigen, in den Spermogonien der *Uredineen* und anderer Pilzgruppen gebildeten Spermatien[1]) zu betrachten, welche wahrscheinlich ausser Function gesetzte Sporen darstellen.

Es scheint mir nicht überflüssig, endlich zu erwähnen, dass auch bei anderen *Erysipheen* mangelhafte Keimfähigkeit und ein merkwürdiges Festhalten der Sporenketten (so dass dieselben schwer in einzelne Conidien zerfallen) Hand in Hand gehen; ich beobachtete diese Erscheinung bei *Erysiphe graminis* und bei den meisten *Sphaerotheca*-Arten.

Sollten auch hierin Andeutungen einer beginnenden mycelialen Rückbildung der Conidienkette zu erblicken sein? Erwähnt sei noch, dass nach Klebs (24) myceliale Rückbildung von reproduktiven Organen in der Regel auf sehr wasserreichem Substrat stattfindet, während im vorliegenden Fall (von *Uncinula Aceris*) gerade die auf

1) Möller hat bei den Spermatien flechtenbildender Pilze Keimung beobachtet (28).

saftstrotzendem Nährboden erwachsenen Conidienketten stets normal entwickelt sind. Freilich beziehen sich Klebs' Angaben auf einen saprophytisch lebenden Pilz: *Eurotium repens*, und können deshalb kaum zum Vergleich herangezogen werden. Von allgemein morphologischem Interesse ist die oben beschriebene vegetative Umbildung der Conidienträger vielleicht insofern, als sie zeigt, wie gezwungen Brefeld's (4) Auffassung ist, nach welcher „alle" Pilzconidien als reducirte Sporangien zu betrachten seien, oder wenigstens wie unberechtigt es ist, aus einigen unzweifelhaften Fällen diese Verallgemeinerung zu ziehen.

Wir haben keine Veranlassung anzunehmen, dass die Conidienketten der *Uncinula Aceris* (und demnach auch der übrigen *Erysipheen*) ihrem Ursprung nach etwas anderes sind als das, wozu sie wieder herabsinken, wenn sie ihrer Function — als Fortpflanzungszellen zu dienen — verlustig gehen, nämlich Glieder eines reich septirten Mycels, welche einen gewissen Grad von Selbständigkeit besitzen.

Keimversuche mit normalen Conidien von *Uncinula Aceris:* 26. und 30. VIII. Keimschläuche gerade oder wenig gebogen, etwa vier- bis sechsfache Sporenlänge, nicht nach dem Licht orientirt.

Phyllactinia corylea auf *Corylus avellana.*

Die Conidien dieses Pilzes sind von Tulasne (39) abgebildet worden. Seitdem scheinen sie nahezu in Vergessenheit gerathen zu sein; wenigstens werden sie, wie auch Palla hervorhebt, in keinem neueren Pilzwerk erwähnt, obwohl sie wegen ihrer abweichenden Gestalt sehr wohl zur Charakterisirung der Gattung *Phyllactinia* dienen können.

Es ist mir in diesem Sommer gelungen, die Conidien von *Phyllactinia* zu finden, zuerst (Mitte Juli) äusserst spärlich bei München und später (im August) in ungeheueren Massen in Schweden (bei Móheda, Provinz Småland).

Dass die *Phyllactinia*-Conidien sich der Beobachtung entzogen haben, ist nicht wunderbar. Die Rasen sind nämlich ausserordentlich schwer und nur dann zu erkennen, wenn man das inficirte Blatt schräg von der Seite betrachtet. Durch das von den dichtstehenden äusserst zarten Conidienträgern reflectirte Licht erscheinen die betreffenden Blattstellen wie mit einem grauen Anflug bedeckt. Entsprechend der von Palla (31) beobachteten Thatsache, dass *Phyllactinia* Ernährungshyphen bildet, welche durch die Spaltöffnungen in das Mesophyll eindringen, finden sich die Conidienrasen nur an der graugrün gefärbten

Unterseite des Blattes. Auf der viel dunkler gefärbten Oberseite wären sie leichter erkennbar und wohl nicht so verborgen geblieben.

Tulasne stellt auf seiner Tafel I die Conidienträger als nur eine terminal entstehende Conidie tragend dar. Dies ist nicht richtig. Man wird zwar in der Natur meistens nur eine ausgebildete Spore am Träger beobachten. Legt man aber ein *Corylus*blatt mit wohl entwickelten Conidienrasen in einen gegen Erschütterung geschützten feuchten Raum, so wird man nach 1—2 Tagen beobachten, dass die fertile Hyphe 2—3, zuweilen sogar 4 wohl ausgebildete Conidien trägt, welche jetzt allerdings sehr leicht abfallen (Fig. 25). Die Conidien entstehen also auch bei *Phyllactinia* in basipetaler Reihenfolge, d. h. so, dass die oberste Conidie die älteste ist. Es besteht also in dieser Hinsicht kein Unterschied gegenüber der Conidienbildung der übrigen *Erysipheen.* Die Keimung erfolgt leicht; es entstehen an beliebigen Stellen der Conidien Keimschläuche, welche selten mehr als Sporenlänge erreichen (Fig. 26). Die von Tulasne dargestellten Keimschläuche sind verhältnissmässig selten. In weitaus den meisten Fällen sind dieselben vielfach hin und her gewunden und in der Regel am Ende oder in der Nähe desselben zu einem Appressorium erweitert; wenn dieses gebildet ist, schliesst der Keimschlauch sein Wachsthum ab. Eine Orientirung der Keimschläuche nach dem Licht ist nicht zu beobachten. Zahlreiche Infectionsversuche, welche ich mit Conidien (auch solchen, welche ich zuerst mit Wasser hatte keimen lassen) anstellte, blieben erfolglos. Wodurch diese Misserfolge bedingt waren, ist mir unklar, nachdem die dazu verwendeten Conidien sich stets keimkräftig erwiesen hatten.

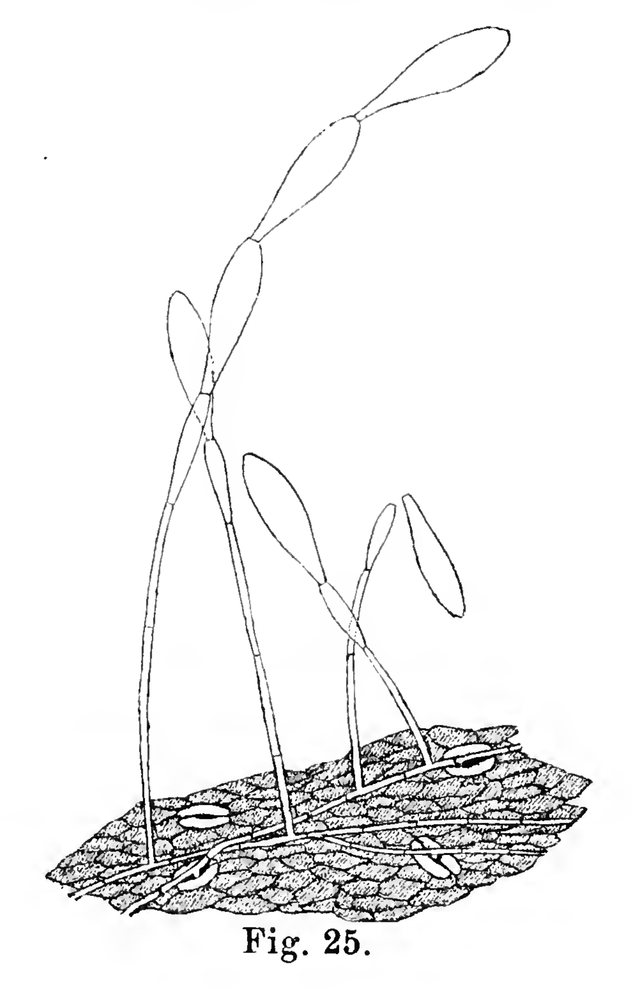


Fig. 25.

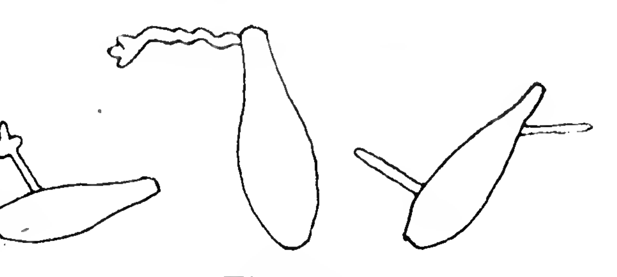


Fig. 26.

Auf die weiteren aus den Keimungserscheinungen sich ergebenden Gesichtspunkte bezüglich der Umgrenzung der Arten komme ich in den „Schlussfolgerungen" des nächsten Kapitels zurück.

Dagegen möge noch bemerkt werden, dass es an der Hand der Keimungserscheinungen, sowie auf Grund des Vorhandenseins oder Fehlens von Fibrosinkörpern unter gleichzeitiger Berücksichtigung des Wirthes möglich ist, mit ziemlicher Sicherheit schon an den Conidien die systematische Zugehörigkeit (allerdings nur im bisher üblichen Sinn) eines Mehlthaupilzes zu ermitteln, was von nicht zu unterschätzender Bedeutung ist, nachdem ja in vielen Fällen die Bildung der Perithecien, auf welche die Systematik gegründet ist, unterbleibt.

III. Infectionsversuche mittelst der Conidien.

Die Frage, ob den *Erysipheen* wirklich die Eigenschaft zukommt, dass eine und dieselbe Art Nährpflanzen aus den verschiedensten Gattungen und sogar Familien zu inficiren im Stande ist, wie es den Anschein hat, wenn man die morphologische Uebereinstimmung der Ascusfrüchte als Kriterium für die Identität mehrerer auf verschiedenen Nährpflanzen beobachteten Mehlthaupilze annimmt, ist von einigen Autoren schon kurz behandelt worden.

Magnus (26) berichtet über einen erfolgreichen Infectionsversuch mittelst Conidien von *Sphaerotheca Castagnei* (Wirthpflanze *Humulus lupulus*) auf *Taraxacum officinale.*

Palla (31) dagegen neigt auf Grund der Beobachtung, dass er seine *Phyllactinia Berberidis* sowie *Ph. corylea* stets nur auf *Berberis vulgaris* bezw. *Corylus avellana,* nie aber vice versa oder auf einem der jene Fundorte umstehenden Sträucher oder Bäume, z. B. *Fraxinus excelsior, Alnus glutinosa* etc., für welche gleichfalls das Vorkommen von *Phyllactinia corylea* in der Litteratur angegeben wird, gefunden hat, zu der Anschauung, dass bei den Mehlthaupilzen ein ähnliches Verhältniss besteht, wie es bei den Rostpilzen hauptsächlich von Eriksson (12, 13, 14) nachgewiesen und als Specialisirung des Parasitismus bezeichnet worden ist.

Salmon (34) stellt sich in seiner Monographie der *Erysipheen* auf einen diametral entgegengesetzten Standpunkt; er zieht zusammen, was sich nur einigermassen zusammen ziehen lässt. Dass bei dieser schematischen Behandlung merkwürdige Resultate zu stande kommen, darf nicht Wunder nehmen. So schmarotzt nach Salmon (l. c. pag. 31) *Podosphaera oxyacanthae* auf *Prunus domestica.* Auf der gleichen Nährpflanze soll aber auch die Varietät *„tridactyla“* vorkommen. An einer anderen Stelle seines Werke (pag. 31) bemerkt aber Salmon selbst, dass die geringfügigen Abweichungen vom Typus, welche für ihn Veranlassung waren zur Aufstellung von Varietäten, wahrscheinlich

auf die Verschiedenheit der als Nährboden dienenden Wirthpflanzen zurückzuführen sind. Welchen Werth hat dann aber die Abgliederung einer Varietät, wenn sowohl Typus als Varietät auf der gleichen Wirthpflanze vorkommen sollen, wie im oben angeführten Fall? Es ist jedenfalls ganz verfehlt, die Systematik der parasitischen Pilze, bei welchen das Nährsubstrat und nicht mehr oder weniger schwankende morphologische Merkmale ausschlaggebend sind für die Umgrenzung der Art, nach dem ohnehin nicht einwandfreien Schema, welches bei Aufstellung phanerogamer Arten und Varietäten befolgt wird, zu behandeln.

Schon seit längerer Zeit waren mir infolge zahlreicher Beobachtungen in der Natur Zweifel darüber aufgestiegen, ob den *Erysipheen* wirklich die weitgehende „Pleiophagie“ zukommt, wie sie ihnen in den meisten Pilzwerken zugeschrieben wird.

Es mögen hier nur einige auffallende Beispiele hervorgehoben werden: Die auf *Boragineen* schmarotzenden Mehlthaupilze werden allgemein als *E. Cichoriacearum* zusammengefasst, desgleichen die weitverbreitete *Erysiphe* auf *Artemisia vulgaris*. Nun beobachtete ich mehrfach, dass *Artemisia vulgaris* von oben bis unten mit Conidienrasen bedeckt war, ein dicht daneben stehendes *Echium vulgare*, dessen Blätter und Blüthenstände die *Artemisia* zum Theil unmittelbar berührten, vollkommen gesund blieb. Am gleichen Standort, nur etwa 20 m davon entfernt, bot sich die umgekehrte Erscheinung: *Echium* weiss von Conidienrasen, *Artemisia* vollkommen gesund. Seit zwei Jahren beobachte ich einen Haselnussstrauch, welcher jährlich an allen Blättern von *Phyllactinia* über und über inficirt ist. Unmittelbar daneben stehende Hainbuchen und Eichen bleiben stets unbehelligt.

In einer feuchten Schlucht bei Grosshesselohe (nahe München), welche für das Gedeihen der Mehlthaupilze äusserst günstige Bedingungen gewährt, beobachte ich seit Juni 1901 *Heracleum spondylium* stark inficirt, und dicht daneben, dazwischen und darunter stehend: *Anthriscus silvestris*, dauernd gesund.

Ich könnte noch zahlreiche derartige Beispiele anführen, doch mögen die wenigen genügen.

Nach diesen Erfahrungen schien eine experimentelle Untersuchung dringend nothwendig, um über das Wesen des Parasitismus der *Erysipheen* Klarheit zu gewinnen. Ich habe in diesem Sommer und Herbst solche Versuche ausgeführt, nachdem ich für diesen Zweck schon im Frühjahr eine grössere Anzahl geeigneter Wirthpflanzen herangezogen hatte, um mit einem absolut pilzfreien Material von

Versuchspflanzen arbeiten zu können. Durch im vergangenen Jahr angestellte Vorversuche gelangte ich zu folgenden bei Infectionsstudien mit Mehlthaupilzen geeigneten Methoden, sowie zu einigen anderen auf die Eliminirung möglicher Fehlerquellen hinzielenden Vorsichtsmassregeln. Statt, wie es bei Infectionsversuchen mit *Uredineen* (vgl. die Arbeiten von Eriksson, Fischer, Klebahn, Dietel u. A.) vielfach üblich ist, die aus dem Lager herausgenommenen Sporen in Wasser angerührt auf die zu impfenden Blätter zu übertragen — diese Methode hat allerdings den Vortheil, dass wirklich nur eine Sporenform verwendet wird und nicht etwa zufällig an die sporentragende Pflanze angeflogene einer anderen Pilzart —, ziehe ich vor, die zu inficirende Pflanze mit einem Zerstäuber zu überbrausen und dann die Blätter, welche den zu übertragenden Pilz beherbergen — womöglich selbstgezogenes Material —, über den Versuchspflanzen in kleine Stückchen zu zerreissen. Dabei lösen sich infolge der Erschütterung des Zerreissens ganze Wolken von Conidien los (ich hatte niemals den gleichen Erfolg beim blossen Schütteln der conidientragenden Pflanzentheile). Diese Conidienwolken fallen — bei vollkommen unbewegter Luft — auf die Versuchspflanzen, und zwar werden auf diese Weise alle Pflanzentheile annähernd gleichmässig bestäubt (zum Theil auch die Unterseite der Blätter), was sehr wichtig ist, da die günstigen Bedingungen für erfolgreiche Infection nicht bei allen Mehlthaupilzen die gleichen sind. Manche ziehen die Unterseite der Blätter, manche die Blattachseln, wieder andere die zarteren Axentheile u. s. w. vor. Wenig vortheilhaft ist es, grössere Sporenklumpen in einen Wassertropfen auf das zu inficirende Blatt zu bringen. Sehr bald stellen sich nämlich auf solchen Conidienhaufen Schimmelpilze (besonders *Botrytis, Acrostalagmus* u. dgl.) ein, welche unter Umständen eine Infection vollkommen hintanhalten.

Auch ist ein auf diese Weise gewonnenes negatives Resultat insofern nicht einwandfrei, als der Infectionsversuch an einer anderen Stelle als der zur Impfung benützten möglicherweise von Erfolg hätte begleitet sein können.

Infectionsversuche haben natürlich nur dann Anspruch auf Zuverlässigkeit, wenn das verwendete Sporenmaterial durch nebenhergehende Keimproben in der feuchten Kammer auf seine Keimfähigkeit geprüft worden ist, sowie wenn gleichzeitige Impfung einer der conidientragenden Pflanze gleichnamigen Art von Erfolg begleitet war.

Ergaben die Keimproben Keimunfähigkeit oder blieb die Infection der Controlpflanze aus, so wurden die betreffenden Versuche sofort

ausgeschaltet und sind deshalb in der nachfolgenden Zusammenstellung nicht erwähnt.

So sah ich mich veranlasst, alle Infectionsversuche mit *Sphaerotheca* (auf *Humulus, Spiraea, Epilobium, Taraxacum*) abzubrechen, da sich zeigte, dass die Conidien dieser Arten ausserordentlich schwer, oft nur unter Anwendung besonderer Reizmittel (tiefe Temperatur) zum Keimen zu bringen sind und selbst die Controlpflanzen der Infection hartnäckig widerstehen. Im Juli 1901 impfte ich wiederholt, aber stets erfolglos, frische Conidien von *Sphaerotheca* (entstanden auf *Spiraea ulmaria*) auf junge, frische Topfpflanzen dieser gleichen Art. Ferner machte ich folgende Beobachtungen, für welche eine Erklärung schwer zu finden sein wird.

Drei Wochen lang (23. Juli bis 14. August) cultivirte ich eine von *Sphaerotheca* befallene Pflanze von *Spiraea ulmaria;* die nachwachsenden jungen Triebe inficirten sich stets spontan. Dicht daneben stellte ich eine vollkommen gesunde Pflanze von *Spiraea ulmaria,* so dass die beiden Pflanzen sich mit den Blättern theilweise berührten. Die zweite Pflanze blieb während der drei Wochen vollkommen gesund. Einen gleichen Versuch mit gleichem Erfolg stellte ich mittelst *Sphaerotheca* auf *Epilobium montanum* an (29. August bis Ende September).

Als nicht unwesentliche Fehlerquelle ist der Umstand zu betrachten, dass manche Pflanzen nur in einem ganz bestimmten Altersstadium der Infection durch die Keimschläuche der Conidien zugänglich sind. So beobachtete ich, dass *Galium silvaticum,* so lange die Sprosse sehr jung und frisch grün waren, dauernd gesund blieb; etwas ältere Pflanzen dagegen, welche schon den charakteristischen bläulichen Schimmer zeigten, wurden leicht inficirt. Aehnliche Beziehungen gelten für *Heracleum spondylium* und *Plantago major.*

Im Allgemeinen allerdings erwiesen sich jugendliche Pflanzentheile der Infection stets zugänglicher als ausgewachsene (besonders deutlich zeigte sich dies bei *Uncinula Aceris*). Analoge Beobachtungen machte übrigens auch Klebahn (23, IV) mit *Uredineen.* Er sagt (l. c. pag. 265): „Dem Eindringen der Keimschläuche der *Aecidium-* und der *Uredo*sporen scheinen die ausgewachsenen und älteren Blätter im Allgemeinen ebenso günstige oder sogar günstigere Bedingungen zu bieten."

Die Fehlerquelle, welche diese von dem Entwickelungsstadium abhängende Disposition der Versuchspflanze in sich schliesst, kann wohl am besten dadurch eliminirt werden, dass, wo dies ausführbar ist,

die zu inficirende Pflanze zu der conidientragenden, von welcher aus übergeimpft werden soll, gepflanzt wird. Im Lauf einiger Wochen machen einzelne Blätter unter günstigen Culturbedingungen alle möglichen Entwickelungsstadien durch. Beide Pflanzen aber, die gesunde wie die kranke, stehen während dieser Zeit unter den gleichen äusseren Bedingungen, so dass auch der etwaige Einfluss dieser letzteren nahezu als eliminirt angesehen werden kann. Wenn sich die kranke Pflanze nun fortwährend neu inficirt, die andere dagegen gesund bleibt und sich normal weiter entwickelt, so genügen 3—4 Wochen der Beobachtung, um mit Bestimmtheit sagen zu können: „Der Pilz geht von der einen Pflanze nicht auf die andere über.“ Ich habe diese Methode vielfach befolgt, hauptsächlich auch mit dem Nebenzweck, zu ermitteln, ob die mehrfach aufgestellte Behauptung richtig sei, dass *Erysipheen*mycel sich häufig von einer Pflanze auf eine andere dicht daneben stehende (anderer Art) verbreitet (z. B. 38, pag. 65).

Ich kann gleich jetzt mittheilen, dass ich ein derartiges Uebergreifen des Mycels niemals beobachtet habe, selbst wenn die inficirte und die gesunde Pflanze sich unmittelbar berührten.

Im Lauf der Untersuchung bin ich mehr und mehr zu der Ueberzeugung gekommen, dass bei Infectionsversuchen mit *Erysipheen* die positiven oder negativen Erfolge vereinzelter Infectionen nur eine ziemlich untergeordnete Beweiskraft besitzen, und habe daher die oben beschriebene Methode der fortgesetzten spontanen Infectionsmöglichkeit durch Zusammencultiviren einer gesunden mit einer kranken Pflanze an Stelle der einfachen — ein- bis mehrmaligen — Infection treten lassen. Durch häufiges Lüften der Glocke unter gewissen Vorsichtsmassregeln oder Luftdurchsaugen gelang es meist, der Ansiedelung von Schimmelpilzen vorzubeugen. Dass meine Versuche trotzdem theilweise nicht einwandfrei sind, muss ich selbst zugeben. Eine Fehlerquelle nämlich, welche sich kaum eliminiren lässt, besteht darin, dass es vorkommt, dass gewisse Pflanzenindividuen gegen jede Infectionsgefahr immun zu sein scheinen. So impfte ich eine seit einem Jahr in Cultur befindliche Pflanze von *Ranunculus repens* wochenlang fast täglich in der angegebenen Weise durch Ueberstäuben mit vorzüglich keimfähigen Conidien, welche auf anderen Pflanzen von *Ranunculus repens* entstanden waren. Die Versuchspflanze blieb hartnäckig gesund, während die neu entstehenden Blätter der bereits kranken Pflanze sich fortwährend spotan inficirten. Auch Wechsel des Conidienmaterials, d. h. Verwendung von Conidien verschiedener Provenienz, änderte nichts an diesem Resultat. Hieraus wie aus den

oben beschriebenen Versuchen mit *Sphaerotheca*-Arten geht hervor, dass die individuelle Anlage, möglicherweise auch die Rassendisposition[1]), bei Mehlthauerkrankungen eine bedeutende Rolle spielt, und dass demnach die nachstehend beschriebenen Versuche trotz aller angewandten Vorsicht eine Fehlerquelle in sich schliessen, welche für manche Fälle die Beweiskraft des negativen Resultates beeinträchtigen mögen.[2])

Trotzdem glaube ich, dass aus der grossen Anzahl von Infectionsversuchen, welche ich angestellt habe, und aus den dabei sich ergebenden Resultaten der Schluss gezogen werden darf, dass den *Erysipheen* nicht in der bisher angenommenen Ausdehnung die Fähigkeit zukommt, mittelst der Conidien von einer Wirthpflanze auf die andere (verschiedener Arten oder Gattungen) überzugehen, und dieses Problem zu lösen, war ja die Absicht, welche mich bei der Ausführung der nachstehend verzeichneten Versuche leitete. Dass wir damit aber noch nicht berechtigt sind, in jedem dieser einen bestimmten Wirth befallenden Mehlthaupilze eine besondere Art oder auch nur eine forma specialis (im Sinne von Eriksson) zu sehen, werde ich am Schluss zeigen.

Die nachstehenden Tabellen enthalten vier Rubriken:

I: Zur Infection verwendetes Conidienmaterial;
II: Versuchspflanze;
III: Datum der Impfung;
IV: Angaben über den Erfolg der Impfung, sowie etwaige specielle Bemerkungen und Beobachtungen.

Die Versuche wurden vom Juli bis October 1901 theils im Zimmer, theils (die Mehrzahl) in einigen Gewächs- und Treibhäusern des Münchener botanischen Gartens angestellt. Dadurch gelang es (bei richtiger Vertheilung der Culturen und Versuchspflanzen) unbeabsichtigte Infectionen vollkommen auszuschliessen. — Herrn Professor Goebel spreche ich auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank aus für die Erlaubniss der Benützung dieser Räumlichkeiten sowie für das gütige Interesse, welches er stets diesen Studien entgegen brachte.

1) Eine allen Praktikern bekannte Thatsache ist, dass die amerikanischen Sorten von *Trifolium pratense* der Mehlthauerkrankung in höherem Grade zugänglich sind als die europäischen.

2) Zugleich ergibt sich aber hieraus die praktisch wichtige Thatsache, dass die künstliche Zucht immuner Rassen von sonst mehlthaugefährdeten Culturpflanzen nicht aussichtslos ist.

I	II	III	IV
Erysiphe auf *Artemisia vulgaris* (nach Salmon: *E. Cichoriacearum*)	*Artemisia vulgaris*	19. Juni	21. Juli erscheinen die ersten Conidienrasen, welche sich schnell vermehren, so dass die Pflanze bald wie mit Schnee bedeckt erscheint. Auf diese Weise wurden noch einige weitere Pflanzen inficirt.
	Lithosperm. arvense	19. „	Kein Erfolg.
	„ „	22. „	„ „
	Senecio vulgaris	21. „	„ „
	„ „	28. „	„ „
	„ „	3. Juli	„ „
	„ „	19. Aug.	Die *Senecio*pflanze wurde in den gleichen Topf mit einer inficirten *Artemisia*pflanze gesetzt; nach drei Wochen: Keine Infection.
	Galium silvaticum[1])	21. Juni	„ „
	Leontod. taraxacum	21. „	„ „
	Ranunculus repens[1])	21. „	„ „
	Plantago lanceolata	28. „	„ „
	Alchemilla vulgaris[1])	28. „	„ „
	Lactuca muralis	3. Juli	„ „ } Diese drei Pflanzen waren vom 19. Juli bis 20. Aug. dauernd der Infectionsgefahr von Seite der *Artemisia* ausgesetzt, blieben aber gesund.
	Artemis. absinthium	11. „	„ „
	Sonchus oleraceus	11. „	„ „
	Hieraceum murorum	20. Aug.	Keine Infection.
	„ „	25. „	„ „ Die zwei letzteren Pflanzen wurden am 2. Sept. zu *Artemisia* gepflanzt; aufgefallene Conidien keimten zwar, entwickelten sich aber nicht weiter.
	Artemisia vulgaris	4. Oct.	8. Oct. sind zahlreiche Conidienrasen sichtbar. Dieser Versuch wurde angestellt, um zu ermitteln, ob die Jahreszeit Einfluss hat auf die Infectionsmöglichkeit. Im vorliegenden Fall offenbar nicht.
	Galium rotundifol.	2. „	Kein Erfolg.
Erysiphe auf *Lactuca muralis* (nach Salmon: *E. Cichoriaceum*) ar	*Lactuca muralis*	3. Sept.	7. Sept. Conidienrasen werden sichtbar und vermehren sich rasch.
	Hierac. murorum	3. „	Kein Erfolg.
	Galium silvaticum	3. „	„ „
	Pulmonar. officinalis	3. „	„ „
Erysiphe auf *Hieracium murorum* (nach Salmon: *E. Cichoriacearum*)	*Hierac. murorum*	8. Juli	11. Juli Conidienrasen erscheinen, vermehren sich aber nur langsam.
	Sonchus oleraceus	8. „	Kein Erfolg.
	Lactuca muralis	8. „	„ „

1) Auf diesen Pflanzen ist *E. Cichoriacearum* in der Natur noch nicht beobachtet worden (teste Salmon).

I	II	III	IV
	Galium silvaticum[1])	8. Juli	Kein Erfolg.
	Hyperic. montanum	9. „	„ „
	Leontod. taraxacum	9. „	12. Juli zeigte sich ein kleiner Conidienrasen, nur aus wenigen Conidienträgern bestehend. Derselbe war am folgenden Tag spurlos verschwunden.
	Artemisia vulgaris	2. Sept.	Kein Erfolg.
Erysiphe auf *Senecio vulgaris* (nach Salmon: *E. Cichoriacearum*)	*Senecio vulgaris*	30. Aug.	4. Sept. Mycel wohl entwickelt am 5. Sept. auch Conidien.
	Hierac. murorum	30. „	Kein Erfolg.
	„ „	18. Sept.	„ „
	Symphyt. tuberosum	30. Aug.	„ „
	Pulmonar. officinalis	30. „	„ „
	Lactuca muralis	19. Sept.	23. Sept. Winziger Infectionsrasen sichtbar. Trotz reichlicher Bestäubung zeigte sich nur eine Infectionsstelle. Die wenigen Conidienträger, normal entwickelt, trugen etwa 2—3 Sporen; die Haustorien ziemlich gross.
	„ „	25. Sept.	Ohne Erfolg.
	„ „	1. Oct.	Ohne Erfolg, später noch einige Male ohne Erfolg.
	Senecio vulgaris	2. „	4. Oktober zahlreiche Infectionsstellen, welche sich schnell weiter entwickeln.
	Lactuca muralis	6. Oct.	Wurde zu obigem stark inficirten *Senecio* gepflanzt, jedoch ohne Erfolg.
Erysiphe auf *Plantago major* (nach Salmon: *E. Cichoriacearum*)	*Plantago major*	7. Sept.	Kein Erfolg; der Versuch wurde noch oft wiederholt, aber stets ohne Erfolg. Die Schuld lag aber sicher nicht an den Sporen, sondern daran, dass es mir nicht gelang, die Culturbedingungen von *E.* auf *Plantago major* zu ermitteln. So oft ich inficirte Pflanzen in Töpfen unter Glasglocken zu cultiviren suchte, erstarkten die Pflanzen ausserordentlich und der Pilz verschwand. Feuchtigkeit, Trockenheit, directe Besonnung etc. waren ohne jeden Einfluss auf den Vorgang. Dies hindert nicht, dass, falls der *Plantago*pilz auf andere Pflanzen übertragbar wäre, er auf diesen wenigstens günstige Wachstumsbedingungen gefunden hätte.
	Artemisia vulgaris[1])	23. Sept.	Ohne Erfolg.

1) Das ausserordentlich häufige Zusammenvorkommen von *Wegerich-* und *Artemisia*-Mehlthau liess mir die Identität beider Arten sehr wahrscheinlich erscheinen.

I	II	III	IV
	Artemisia vulgaris	27. Sept.	Ohne Erfolg.
	Hierac. murorum	18. „	„ „
Erysiphe auf *Lappa major* (nach Salmon: *E. Cichoriacearum*)	*Artemisia vulgaris*	14. „	Kein Erfolg. } In beiden Fällen wurden keine Controllpflanzen (*Lappa*, bezw. *Verbascum*) geimpft, was wohl bei der erprobten grossen Empfänglichkeit von *Artemisia* u. *Senecio* und der beobachteten ausgezeichneten Keimfähigkeit der verwundeten Sporen unterbleiben durfte.
	„ „	29. „	„ „
Erysiphe auf *Verbascum thapsiforme* (nach Salmon: *E. Cichoriacearum*)	*Artemisia vulgaris*	14. Sept.	Kein Erfolg.
	„ „	23. „	„ „
E. auf *Lappa major*	*Senecio vulgaris*	28. Sept.	Kein Erfolg
E. auf *Lithospermum arvense* (nach Salmon kommt auf dieser Pflanze *E. Cichoriacearum* u. *E. Polygoni* vor)	*Lithosperm. arvense*	19. Juli	Nach vier Wochen (während meiner Abwesenheit in Urlaub waren die Culturen sich selbst überlassen, aber mit Glasglocken bedeckt geblieben) war die ganze Pflanze mit Conidien bedeckt und grösstentheils schon getödtet.
	Hierac. murorum	19. Juli	Kein Erfolg.
	Symphytum tuberos.	24. Aug.	„ „
	Pulmonar. officinalis	24. „	„ „
Erysiphe auf *Pulmonaria officinalis* (nach Salmon: *E. Cichoriacearum*)	*Hierac. murorum*	1. Oct.	Kein Erfolg.
	„ „	2. „	Ein anderes Individuum der gleichen Art wurde am 2. Oktober zu der stark inficirten *Pulmonaria* gepflanzt und blieb dauernd gesund.
Erysiphe auf *Heracleum spondylium* (nach Salmon: *E. polygoni*)	*Heracl. spondylium*	20. Aug.	22. Aug. Mycel sichtbar; am 23. Aug Conidienrasen sichtbar; nach ca. einer Woche ist die ganze Pflanze bis auf die jüngsten Blätter inficirt.
	Aegopodium podagr.	2. Sept.	Ohne Erfolg.
	„ „	7. „	„ „
	Anthriscus silvestr.	14. „	„ „
	Hyperic. montanum	3. „	„ „

NB. Vom 14. Sept. an wurden acht Tage lang je eine Pflanze von *Anthriscus silvestris* und *Heracleum spondylium*, welche seit längerer Zeit unter gleichen Culturbedingungen standen und vorzüglich gediehen, täglich mit frischen Conidien von *E.* auf *Heracleum spondylium* bestäubt. Die Versuchspflanze *Heracleum* war nach vier Tagen an allen Theilen inficirt, *Anthriscus* blieb fortdauernd gesund. Leider war es mir nicht möglich, den gleichen Versuch unter Anwendung von gut keimenden Conidien, welche auf *Anthriscus* entstanden waren, vorzunehmen. Die an verschiedenen Orten gesammelten Conidien zeigten stets mangelhafte Keimkraft. Am 22. Sept. pflanzte ich ein gesundes wohl entwickeltes Individuum von *Anthriscus silvestris* zu dem stark inficirten *Heracleum spondylium*. Ersteres blieb dauernd gesund.

I	II	III	IV
Erysiphe auf *Galium silvaticum* (nach Salmon: *E. Polygoni*)	*Gal. silvaticum* (sehr junge frischgrüne Pflanzen).	25. Aug.	Kein Erfolg.
	Galium silvaticum	2. Sept.	„ „
	„ „ [etwas ältere Pfl., welche den charakter. bläulichen Schimmer zeigen[1])]	13. „	15. Sept. Conidienrasen an Stengel und Blättern, welche sich rasch vermehren.
	Senecio vulgaris	25. Aug.	Kein Erfolg.
	„ „	13. Sept.	„ „
	Aegopod. podagraria	25. Aug.	„ „
	Vicia sepium	25. „	„ „
	Ranunculus repens	25. „	„ „

Am 2. September wurden zu mehreren stark inficirten und sich fortwährend selbst weiter inficirenden Pflanzen von *Galium silvaticum* junge gesunde Pflänzchen von *Ranunculus repens* und *Trifolium pratense* gesetzt. Dieselben blieben andauernd gesund und entwickelten sich ungestört weiter.

Erysiphe auf *Ranunculus repens* (nach Salmon: *E. Polygoni*)	*Ranunculus repens*	15. Sept.	Kein Erfolg. (Die Infection wurde unzählige Male auf's Neue versucht, aber stets ohne Erfolg.)
	„ „ (anderes Individuum).	26. „	30. Sept. Erscheinen Conidienrasen.
	Galium silvaticum	15. „	Ohne Erfolg.
	„ „	19. „	An der Unterseite eines Blattes erschienen am 21. Sept. einzelne Conidienträger, dieselben waren am 22. Sept. wieder spurlos verschwunden. (Die gleiche Beobachtung wurde einmal im vorigen Jahr gemacht, s. Flora Bd. 88 pag. 339.)

Um die Infection von *Galium silvaticum* durch Conidien von *Erysiphe* auf *Ranunculus repens* zu wiederholen, wurden wochenlang in Abständen von 2—3 Tagen die *Galium*pflanzen bestäubt, jedoch ohne Erfolg. Die Bildung der wenigen bald wieder verschwindenden Conidienträger im oben erwähnten Fall kann also wohl nicht als die Uebertragbarkeit des *Ranunculus*pilzes auf *Galium silvaticum* beweisend betrachtet werden.

Erysiphe auf *Trifolium incarnatum* (nach Salmon: *E. Polygoni*)	*Hyperic. montanum*	18. Sept.	Ohne Erfolg.
	Vicia sepium	18. „	Ohne Erfolg.
	Trif. incarnatum	19. „	22. Sept. Reiches Mycel und einzelne Conidienträger sichtbar, welche sich rasch vermehren.
	Trif. repens	19. „	Erfolglos. Später wurde zu reich inficirten Pflanzen von *T. incarnatum*, *T. repens* gesetzt. Nach fünf Wochen war noch keine Infection erfolgt.
	Galium silvaticum	26. „	Kein Erfolg.

1) Diese Verschiedenheit in der Empfänglichkeit für die Infection je nach dem Entwickelungsstadium der Wirthpflanze zeigte sich später bei der spontanen Infection noch fortwährend.

I	II	III	IV
Erysiphe auf *Hypericum perforatum* (nach Salmon: *E. Polygoni*)	*Galium silvaticum*	2. Oct.	Kein Erfolg.
	Hyperic. perforatum	2. „	6. Okt. treten Conidienrasen auf.
	Hyperic. montanum	2. „	Ohne Erfolg.
	„ „	9. „	13. Okt. einzelne kleine Conidienrasen werden sichtbar. (NB. Das gleiche Individuum war schon mit Conidien von *E.* auf *Heracleum spondylium* und von *E.* auf *Ranunculus repens* bestäubt worden, aber gesund geblieben.) Die Infection erfolgte anfangs sehr mangelhaft, nahm aber von Generation zu Generation an Ausbreitung zu.
Erysiphe auf *Galeopsis tetrahit* (nach Salmon: *E. Galeopsidis*)	*Gal. tetrahit* (junge Pflanzen)	7. Juli	11. Juli erscheinen Conidienrasen, welche sich schnell ausbreiten.
	Gal. tetrahit (ältere Pflanzen)	10. Sept.	Kein Erfolg. (Der Versuch wurde mehrfach wiederholt, aber stets ohne Erfolg.
	Glechoma hederacea	7. Juli	Kein Erfolg.
	„ „ (junge Pflanzen)	11. „	„ „
	Glechoma hederacea (junge Pflanzen)	16. „	„ „
	Stachys recta	10. Sept.	„ „
	Calamintha acinos	12. Juli	Wurde zu der stark inficirten *Galeopsis tetrahit* gepflanzt, jedoch ohne Erfolg.
Trichocladia Astragali auf *Astragalus glycyphyllos*	*Astrag. glycyphyllos*	7. Juli	Conidienrasen sichtbar a. 10. Juli
	„ „	19. Aug.	„ „ „ 22. Aug.
	„ *Cicer*	16. Juli	„ „ „ 19. Juli
	„ „	19. Aug.	„ „ „ 22. Aug.
	„ *sp.*[1])	19. „	Kein Erfolg.
	„ „	25. „	„ „
	„ *Cicer*	12. Sept.	Am 15. Sept. Conidienträger sichtbar, die Pflanze ging aber ein.
	„ „	15. „	19. Sept. an der Unterseite der Blätter grosse Conidienrasen.
	Vicia sepium	22. „	Kein Erfolg.
	Robin. pseudoacacia	1. Oct.	„ „

Umgekehrt gelang es nicht, mit Hilfe der auf *Astragalus Cicer* entstandenen Conidien gesunde Pflanzen von *A. glycyphyllos* zu inficiren.

Uncinula Salicis auf *Salix purpurea*	*Salix purpurea*	3. Sept.	Am 6. Sept. zeigten sich Conidienrasen.
	Salix caprea	3. „	
Uncinula Aceris (normale Sporen) von *Acer pseudoplatanus*	*Acer pseudoplatanus*	20. Aug.	Kein Erfolg
	„ „	25. „	28. Aug. treten einzelne Conidienrasen auf.
	„ „	28. Sept.	31. Aug. zahlreiche Infectionsstellen.
		4. „	8. Sept. Infection gelungen.

1) Eine ausländische Art mit schmalen Blättchen.

I	II	III	IV
	Acer campestre	12. Sept.	16. Sept. einzelne Conidienrasen an Blattstielen u. Blättern, welche sich langsam vermehren.
Uncinula Aceris (Hungerconidien) von *Acer pseudoplatanus*	*Acer pseudoplatanus*	28. Aug.	Kein Erfolg. Der Versuch wurde noch drei Mal wiederholt, aber ohne Erfolg.
Phyllactinia corylea auf *Corylus avellana*	*Phyllactinia corylea* (Unters. d. Bl.)	13. Juli 16. „	Erfolglos. Ausgekeimte Conidien von *Phyllactinia Corylea* wurden auf die Unterseite der Blätter eines gesunden Coryluspflänzchens gebracht. Die Infection blieb aus.

Schlussfolgerungen und theoretische Betrachtungen über die Phylogenie von in Specialisirung begriffenen Pilzen.

Das Resultat, welches wir bei unbefangener Betrachtung der Sachlage aus den oben angeführten Versuchen ziehen können, ist, dass vielen *Erysipheen* scheinbar eine weitgehende Specialisirung des Parasitismus zukommt, ähnlich derjenigen, welche bei gewissen *Uredineen*-Gruppen beobachtet wurde.

Es wäre in der That nicht einzusehen, warum diese Erscheinung auf die *Uredineen* beschränkt sein sollte, wie denn auch Eriksson (14) schon die Vermuthung ausgesprochen hat, „dass die Specialisirung des Parasitismus wahrscheinlich in der ganzen Parasitenlehre mehr oder weniger scharf durchgeführt werden könne.“ 1)

Theilweise bilden die vorwiegend negativen Resultate meiner zahlreichen Infectionsversuche eine willkommnne Ergänzung zu den auf Grund der oben beschriebenen Keimungserscheinungen gewonnenen Ansichten über die Abgrenzung der Arten bei einzelnen Mehltaupilzen.

---

1) Unter den parasitischen *Exoasceen* dürfte in diesem Zusammenhang nach Giesenhagen (18) *Taphrina aurea* zu erwähnen sein. Diese Art kommt (wahrscheinlich in 3 getrennten Rassen) auf *Populus pyramidalis, P. nigra* und *P. monilifera* vor. In Deutschland aber, wo *T. aurea* auf *P. nigra* weit verbreitet ist, wurde der Pilz auf der häufig angepflanzten *P. monilifera* bisher noch nicht beobachtet. Ein ähnlicher Fall liegt nach v. Tubeuf (38 p. 135) wahrscheinlich für *Exoascus Alni incanae* vor, welche Art in den Alpen nur auf *A. incana* schmarotzt, niemals aber auf *A. glutinosa,* obwohl letztere hier häufig mit der Weisserle zusammen vorkommt. Die Alpenpilze sind nach dieser Seite hin noch wenig untersucht, für *Protomyces macrosporus* hat Popta (32) allerdings nachgewiesen, dass derselbe auf zahlreichen verschiedenen Wirthpflanzen zu schmarotzen vermag.

Aus der verschiedenen Gestalt der Conidienkeimschläuche hat sich ergeben, dass *Erysiphe* auf *Heracleum spondylium* verschieden sein muss von den *Erysiphe*-Formen auf *Ranunculus repens, Galium silvaticum, Trifolium incarnatum, Trifolium repens* u. s. w. und diese wieder theilweise unter sich verschieden sind, dass demnach die Salmon'sche Sammelspecies *E. Polygoni* (s. 34 p. 174) in eine Anzahl einzelner, hauptsächlich durch die Anpassung an einen speciellen Wirth charakterisirter Specialformen zu zerlegen ist. Diese Auffassung ist durch den Erfolg der Infectionen bestätigt worden. In gleicher Weise hat sich mittelst der Infectionsversuche mit Sicherheit ergeben, dass die auf *Compositen* und *Boragineen* schmarotzenden Mehltaupilze nicht wie dies bisher immer geschah, in eine Art *E. Cichoriacearum* zusammengezogen werden können, was schon die grosse Verschiedenheit in der Keimschlauchbildung hat vermuthen lassen. Ueberraschender und weniger einleuchtend ist die weiterhin (aber nur aus den Infectionsversuchen) zu ziehende Consequenz, dass auch die Mehlthaue der *Compositen, Boragineen, Labiaten, Umbelliferen, Trifolium*-Arten etc. unter sich verschiedene Arten darstellen sollen. Ich werde auf diesen Punkt später zurückkommen.

In auffallendem Wiederspruch zu einander stehen einige Resultate meiner Versuche:

Erysiphe von *Trifolium incarnatum* soll nicht übertragbar sein auf *T. repens*, *Erysiphe* von *Artemisia vulgaris* nicht auf *A. absinthium.* (An beiden Thatsachen kann nicht gezweifelt werden.) Dagegen ist es leicht, *Trichocladia Astragali* von *Astragalus glycyphyllos* auf *A. cicer* und umgekehrt zu übertragen, desgleichen *Uncinula Aceris* von *Acer pseudoplatanus* auf *Acer campestre, Uncinula Salicis* von *Salix purpurea* auf *Salix caprea.* Schwerer gelingt die Uebertragung der *Erysiphe* von *Hypericum perforatum* auf *H. montanum.*

So sehr überraschend und unwahrscheinlich ist dieses Resultat indessen doch nicht, wenn wir uns nach analogen Fällen in anderen parasitischen Pilzfamilien umsehen. Es gibt bekanntlich eine Menge Rostpilze, welche bisher nur auf einem einzigen Wirth beobachtet wurden und auf diesen scheinbar auch beschränkt sind, z. B. *Melampsora pinitorqua* (nur auf *Populus tremula*), *Calyptospora Goeppertiana* (nur auf *Vaccinium vitis Idaea)* u. a., anderseits zahlreiche, welche nicht nur auf verschiedenen Arten einer Gattung, sondern auch auf verschiedenen Gattungen einer Familie zu schmarotzen im Stande sind, ja sogar einen, der, wie von Fischer (17) experimentell nachgewiesen wurde, auf Vertretern zweier einander fernstehender

Familien gedeiht, nämlich *Cronartium asclepiadeum* (Willd) auf *Vincetoxicum officinale* und *Paeonia tenuifolia.* Strenge Specialisirung des Parasitismus auf der einen Seite schliesst in der gleichen Pilzgruppe nicht aus einen gewissen Grad von Pleiophagie auf der anderen Seite.

Und so wäre es immerhin denkbar, dass die Beobachtung von Magnus (26): Uebertragung des Hopfenmehlthaus mittels der Conidien auf Löwenzahn, den Thatsachen entspricht.

Nur ein Punkt in dem Bericht, welchen Herrn Professor Magnus über seinen Infectionsversuch gibt, scheint mir nicht ganz einwandfrei; er sagt nämlich (l. c. pag. 68): „ich nahm Anfang Juli 1896 Blätter von *Humulus lupulus*, die mit dem *Oidium* befallen waren, und legte sie auf die Blätter eines pilzfreien *Taraxacum;* am 27. Juli zeigten sich auf den Blättern des *Taraxacum* zahlreiche scharf umschriebene Rasen des *Oidium* etc." Nun geht aus meinen zahlreichen, von Erfolg gekrönten Infectionsversuchen mit Sicherheit hervor, dass die Zeit, welche verstreicht zwischen der Impfung und dem Auftreten der ersten deutlichen Conidienrasen, stets zwei bis drei, höchstens vier Tage beträgt.[1])

Im Versuch von Magnus dagegen wären zwei bis drei Wochen dazu nötig gewesen — vorausgesetzt, dass sich das Datum, 27. Juli, wirklich auf das erste Erscheinen der Conidienrasen bezieht, was allerdings nicht ausdrücklich bemerkt ist.

Ich habe im September 1901 mehrere Male versucht, Hopfenmehlthau auf Löwenzahn zu übertragen (wobei ich mich genau an das Magnus'sche Recept hielt), aber stets ohne Erfolg. Die in jedem Falle beobachtete schwache Keimfähigkeit der Conidien von *Sphaerotheca Humuli* liessen mir übrigens alle diese Versuche wenig aussichtsvoll erscheinen.

Sehr interessant und daher wohl einer besonderen Besprechung werth sind die Fälle, in welchen die Uebertragung des Pilzes von einer auf die andere Pflanze zu einer nur minimalen, sofort wieder verschwindenden Infection führte. Dies traf zu bei der Uebertragung der Conidien von:

1. *Hieracium murorum* auf *Leontodon taraxacum,*
2. *Senecio vulgaris* auf *Lactuca muralis,*

---

1) Im Hochsommer erfolgt die Infection oft sehr schnell, zuweilen sind schon nach zwei Tagen Conidienrasen sichtbar; im Herbst dagegen bedeutend langsamer; es verstreichen in der Regel vier Tage bis Conidien erscheinen. Aehnliche Erfahrungen machte Klebahn (23) bei seinen Rostpilzstudien.

3. *Ranunculus repens* auf *Galium silvaticum* (wurde einmal auch im Jahre 1900 beobachtet, conf. 29 pag. 339).

Die beiden letzten Impfungen wurden unzählige Male wiederholt, ohne je wieder einen Erfolg zu erzielen.

Nachdem sich bei allen anderen erfolgreichen Impfungen gezeigt hatte, dass, wenn die Infection einmal geglückt war, die Infectionsstellen sich rasch vermehrten und vergrösserten, ist nicht einzusehen, warum dies nicht auch in den vorliegenden Fällen geschah, wenn der betreffende Pilz wirklich die Fähigkeit hätte, von einer auf die andere Wirthpflanze überzugehen.

Offenbar fanden die wenigen am Keimschlauch gebildeten Haustorien — bei *Lactuca* gelang es mir, die Anwesenheit von Haustorien nachzuweisen — nicht die ihnen zusagende Nahrung, welche sie befähigt hätte, reicheres Mycel und wohl entwickelte Conidienträger zu bilden. Die in den vorliegenden Fällen entstandenen Conidienträger mit nur zwei bis drei Conidien bezogen ihr Bildungsmaterial offenbar noch aus der Keimungsconidie. De Bary hat bei der Keimung der Conidien von *Erysiphe Umbelliferarum* auf *Anthriscus silvestris* beobachtet (1 pag. 405): „Wenn das Haustorium gebildet ist, wächst der Keimschlauch weiter und werden auch von anderen Punkten der Conidie Keimschläuche und Mycelzweige, manchmal selbst gleich ein aufrechter Conidienträger getrieben.“ Es ist also sehr wohl denkbar, dass selbst auf einem dem Pilz nicht zusagenden Nährboden die Bildung eines oder weniger Conidienträger zu Stande kommt, wenn nur das Haustorium für Herbeischaffung des nötigen Zellsaftes sorgt. Sowie aber der Plasmavorrath der Keimungsconidie verbraucht ist, macht sich das fremdartige, dem Pilz nicht zusagende Substrat geltend und derselbe geht ein.

Der Fall, dass ein Pilzkeimling in die Zellen einer von ihm sonst nicht bewohnten Pflanze eindringt, ohne sich weiter zum Mycel zu entwickeln, ist schon mehrfach beobachtet worden. Klebahn (23 V pag. 263) erwähnt diese Erscheinung bei seinen Versuchen, mittelst der Sporidien von *P. Digraphidis* (genauer nach Klebahn: *P. Convallariae-Digraphidis*) Blätter von *Polygonatum* zu inficiren. Hier wurden gleichfalls Haustorien erzeugt und die davon betroffenen Zellen geschädigt. „Aber die ungünstigen Ernährungsbedingungen, welche der Pilz vorfand, führten zu einer Hemmung der Entwickelung des Parasiten, welche mit völligem Stillstand endete.“

Auch bei *Ustilagineen* ist beobachtet worden, dass die Keimschläuche in die Epidermis von Pflanzen, welche dem Pilz sonst nicht

zusagen, eindringen, aber nicht bis zur Entwickelung eines Mycels gelangen (6). Nach diesen Analogien können wir wohl auch in den uns beschäftigenden Fällen zu dem Schluss kommen, dass von einem positiven Erfolg der Infection nicht die Rede sein kann.

Die Systematik der *Erysipheen* (speciell der *Erysiphe*-Arten), welche bisher, so lange nur morphologische Unterschiede zu Grunde gelegt worden waren, so klar, einfach und durchsichtig erschien, ist nach den obigen Ausführungen offenbar äusserst verwickelt und erinnert — wie schon mehrfach hervorgehoben wurde — in Anbetracht der scheinbaren Launenhaftigkeit der verschiedenen Arten — hier weitgehende Specialisirung, dort Fähigkeit, mehrere Arten von Wirthpflanzen zu inficiren — an die Familie der Rostpilze.

Der eigenthümlichsten Einrichtung in der Lebensgeschichte der *Uredineen,* der Heteroecie (welche den *Erysipheen* fehlt), steht bei letzteren eine ähnliche, wenn auch nicht nach so strengen Gesetzen geregelte Erscheinung gegenüber, welche wiederum bei den Rostpilzen weniger ausgeprägt ist.

Auf zahlreichen Pflanzen nämlich, auf welchen gewisse Mehlthaupilze während des Sommers üppig gedeihen, bleibt die Fructification auf die Erzeugung der Conidien beschränkt. Perithecien dagegen kommen auf vielen Wirthpflanzen nie oder nur sehr selten zur Ausbildung. Bekannte Beispiele für diese Erscheinung sind: *Sphaerotheca pannosa* auf Rosen, *Sph. Epilobii* auf *Epilobium*-Arten, *Erysiphe*-Arten auf *Senecio vulgaris* und anderen *Senecio*-Species, *Galium silvaticum, Uncinula necator* (*Oidium Tuckeri)* auf *Vitis vinifera.*

Ferner beobachtete ich häufig massenhafte Conidienfructification (bis spät in den Herbst hinein) ohne nachfolgende Perithecienbildung an: *Pulmonaria officinalis, Lithospermum arvense, Capsella bursa pastoris, Eupatorium cannabinum, Centaurea jacea, Melilotus officinalis* u. a.

Genauere Aufzeichnungen über das Ausbleiben der Perithecienfructification an bestimmten Pflanzen fehlen. Trotzdem kann behauptet werden, dass dies eine den Erysipheen eigenthümliche Erscheinung ist.

Auch bei den Rostpilzen sind solche Fälle, in welchen die Ausbildung der Wintersporen unterbleibt, bekannt geworden. So beobachtete ich auf *Adesmia radicifolia* (10, p. 16) einen Rostpilz, welcher den ganzen (allerdings milden, chilenischen) Winter hindurch *Uredo-*

Sporen hervorbrachte und nie zur Teleutosporenbildung schritt. Jacky (21, p. 132) wies nach, dass der *Chrysanthemum*-Rost in europäischen Gewächshäusern mittelst der *Uredo*-Generation auf *Ch. indicum* überwintert.

Die Frage, wie die bei uns einheimischen *Erysipheen,* welche nicht bis zur Bildung von Perithecien gelangen, überwintern, ist schon mehrfach (besonders für *Sphaerotheca pannosa* und *Oidium Tuckeri,* weil hier von praktischer Bedeutung) behandelt worden. Bei ausdauernden Pflanzen ist es höchst wahrscheinlich das Mycel, welches die Ueberwinterung vermittelt. Sicher trifft dies in dem folgenden, mir von Herrn Regierungsrath Dr. von Tubeuf gütigst mitgetheilten Fall zu. Im Infectionshaus der botanischen Abtheilung des kaiserl. Reichsgesundheitsamtes wurde für andere Zwecke ein ausdauernder *Senecio*, wahrscheinlich *S. cordatus,* cultivirt. An demselben entwickelte sich im Jahre 1899 ein nicht näher untersuchter Mehlthaupilz, welcher reichlich Conidien, nie aber Perithecien erzeugte; im Herbst starb die Pflanze bis auf das überwinternde Rhizom ab. Trotzdem dasselbe keiner weiteren Infectionsgefahr ausgesetzt war, entwickelte sich im folgenden Jahre auf der neu entstandenen Pflanze der Mehlthaupilz in üppigster Weise. Offenbar war derselbe am Rhizom als Mycel überwintert. (Ueber die Unfähigkeit der Conidien, ihre Keimkraft längere Zeit zu bewahren, s. unten.)

Wie ist es aber zu verstehen, dass einjährige Pflanzen, z. B. *Senecio vulgaris,* jedes Jahr aufs Neue von Mehlthaupilzen inficirt werden, wenn sie doch niemals Dauersporen bilden? Wie ist es ferner zu verstehen, dass auch ausdauernde Pflanzen, z. B. *Calamintha acinos, Symphytum tuberosum, Hieracium murorum* u. a. jährlich von einem Pilz befallen werden, welcher noch lange vor Ende der Vegetationsperiode, ohne Perithecien zu bilden, spurlos verschwindet, also offenbar nicht mittelst des Mycels überwintert.

Dass die Conidien die kalte Jahreszeit überdauern, ist vollkommen ausgeschlossen. Ich habe bei einigen Arten Versuche angestellt, um zu ermitteln, wie lange dieselben ihre Keimkraft bewahren.

Conidien von *E.* auf *Plantago* wurden gegen fremde Infection geschützt in einer vollkommen geschlossenen Glaskammer aufbewahrt; einige Conidien keimten aus, trotzdem, dass keine andere Feuchtigkeit zur Verfügung stand als die von den Conidien abgegebene. Weitaus die meisten anderen blieben unverändert. Als die Conidien nach sieben Tagen befeuchtet wurden, zeigte sich, dass sie ihre Keimkraft sämmtlich verloren hatten. Die Conidien von *Erysiphe* auf *Artemisia*

vulgaris, welche sich stets durch vorzügliches Keimvermögen auszeichnen, verloren dasselbe nach 12 tägigem Aufbewahren in der oben angegebenen Weise.

Die vielfach, z. B. von Eriksson (15.) versuchte Erklärung, dass die Conidien vielleicht ein hefeartiges Zwischenleben zu führen im Stande seien, ist auf Grund meiner nachfolgend beschriebenen Versuche entschieden von der Hand zu weisen.

Schon Büsgen (7.) hat vergebliche Versuche gemacht, *Erysipheen* auf künstlichen Nährböden zu cultiviren. Rauch (33.) erzielte auch nur die Bildung von kümmerlichen bald sich erschöpfenden Keimschläuchen. Ich versuchte (wie schon im vorigen Jahr, s. 29.) Conidien verschiedener *Erysipheen* in Zuckerlösungen, Pflaumendecoct, ferner in Abkochungen den betreffenden Nährpflanzen (mit und ohne Pilzmycel) in Mist- und Erddecoct zu Mycelien heranzuziehen, stets mit dem Resultat, dass die bekannten Keimschläuche entstanden, welche indessen in nährstoffreichen Lösungen weniger gut entwickelt waren als in verdünnten oder reinem Wasser.

Die Keimschläuche litten offenbar, wenn sie eine gewisse Länge erreicht hatten, Hunger, was daran zu erkennen war, dass sie gleichsam suchend im Kreis herum wuchsen, um schliesslich zu Grunde zu gehen. Nach diesen Beobachtungen kann eine Ueberwinterung mittelst einer hefeartigen Sprossform als ausgeschlossen betrachtet werden. Die *Erysipheen* sind eben gleich den ihnen auch sonst biologisch ähnlichen *Uredineen* echte Parasiten. Die Frage, wie überwintern isolirte Oidien, wenn nicht mit Hilfe des Mycels, konnte bisher in einfacher Weise dahin beantwortet werden, dass eine Ueberwinterung überhaupt nicht nöthig ist, indem die betreffenden Wirthpflanzen mittelst der Conidien, welche auf anderen für die Perithecienbildung besser geeigneten Wirthen sich gebildet hatten, jedes Jahr neu inficirt werden.

Nun habe ich aber durch zahlreiche und theilweise wenigstens vollkommen einwandfreie Versuche nachgewiesen, dass eine Uebertragung des Pilzes von einer Art auf die andere mittelst der Conidien in vielen Fällen nicht möglich ist, selbst wenn es sich um zweifellos sehr nahestehende Formen handelt, z. B. *Erysiphe* auf *Trifolium*-Arten, *Erysiphe* auf *Labiaten, Erysiphe* auf *Artemisia vulgaris* und *Lappa major* u. a., bei welchen alle Merkmale, selbst die Art und Weise der Keimschlauchbildung, übereinstimmen.

In diesen Fällen kann die jährliche Neuinfection nur so erklärt werden, dass, wenn auch die Conidien den Pilz nicht von einer Art

auf die andere zu übertragen vermögen, diese Fähigkeit doch den Ascosporen [1]) zukommt.

Diese Erklärung ist meiner Ansicht nach die einzige plausible, wenn sie auch mit einer Vorstellung bricht, welche bisher — aber wohl unberechtigt — einem Dogma gleich die ganze Parasitenlehre beherrscht hat, nämlich mit der physiologischen Gleichwerthigkeit verschiedener Sporengenerationen.

Es ist zwar gewagt, mit einer Hypothese an die Oeffentlichkeit zu treten, für welche zunächst nur indirecte Beweise — wie die oben gegebene Deduction — erbracht werden können. Wenn ich es trotzdem thue, so leitet mich einerseits die Ueberzeugung, dass diese Hypothese für das Verständniss der phylogenetischen Beziehungen auch anderer in fortschreitender Specialisirung begriffenen parasitischen Pilze von Bedeutung sein kann (für die *Uredineen* werde ich den Beweis dafür weiter unten bringen), andererseits bin ich mir wohl bewusst, dass ein directer Beweis für jene Hypothese — wenn überhaupt durchführbar — erst viel später, etwa in ein bis zwei Jahren, wird erbracht werden können, da es bekanntlich schwierig ist, schimmelsporenfreie keimfähige *Erysipheen*-Ascosporen zu erlangen und besonders schwierig, mit diesen Infectionsversuche anzustellen.

Ziehen wir die Folgerungen in Betracht, welche sich aus der oben entwickelten, wahrscheinlichen Verschiedenheit der Infectionskraft von Ascosporen und Conidien ergeben.

Es ist sehr wohl denkbar, dass den wohl ausgestatteten (auf geschlechtlichem Weg entstandenen) Ascosporen in höherem Grad die Fähigkeit zukommt, Vertreter verschiedener Arten, Gattungen, vielleicht sogar Familien zu inficiren, als den dürftig ernährten kurzlebigen (ungeschlechtlich gebildeten) Conidien. Wir können uns ferner wohl vorstellen, dass die letzteren sich so sehr an die Wirthpflanze, auf welcher sie entstanden sind, angepasst haben, dass sie nicht mehr im Stande sind, eine Pflanze anderer Art zu inficiren.

Angenommen z. B., die weit verbreitete *Erysiphe Cichoreacearum* habe auf *Artemisia vulgaris* im Herbst Perithecien gebildet. Die Fruchtkörper, welche erst im Frühling des nächsten Jahres ihre volle Reife erlangt haben, platzen und entleeren aus ihren Ascis die Sporen, welche vom Wind verbreitet werden. Sie fallen dabei beispielsweise

1) Auf eine höhere Infectionskraft der Ascosporen weist die Beobachtung Schlichting's hin, nach welcher die von den Ascosporen des Apfelmehlthaus ausgehenden Primärinfectionen viel gefährlicher sind als die später durch Conidien verursachten Secundärinfectionen (36).

auf junge Pflanzen von *Artemisia vulgaris, Hieracium murorum, Lactuca muralis* und *Senecio vulgaris* und erzeugen auf jeder dieser Pflanzen Mycel, welches sehr bald Conidienträger bildet. Entsprechend den verschieden günstigen Ernährungsbedingungen, welche diese Pflanzen dem Pilz bieten, werden die Conidien in mehr oder weniger gut genährtem Zustand abgeschnürt und dementsprechend mit mehr *(Artemisia)* oder weniger (*Hieracium* etc.) grosser Keimkraft versehen sein. Auf diese Weise mögen sich die geringen Unterschiede in der Keimschlauchbildung bei einander offenbar nahestehenden Formen erklären.

Die auf den vier (als Beispiel gewählten) Pflanzen gebildeten Conidien sind aber den resp. Wirthpflanzen, auf welchen sie entstanden sind, bereits so weit angepasst, dass sie keine andere Art zu inficiren im Stande sind (s. obige Infectionsversuche!).

Auf einzelnen der Wirthpflanzen, z. B. *Artemisia vulgaris,* finden sich die zur Perithecienbildung günstigen Bedingungen; die anderen, welche aus irgend welchem Grund keinen hiefür geeigneten Nährboden darstellen, tragen bis an ihr Lebensende oder wenigstens bis zum Schluss der Vegetationsperiode ausschliesslich Conidien, welche zuletzt allerdings vollkommen werthlos sind. Damit wäre der mehrfach verzweigte, aber in einigen Zweigen blind [1]) endigende Kreislauf des Pilzes abgeschlossen.

Den heftigsten Widersprüchen wird wohl die Annahme begegnen, dass die Conidiengeneration schon in so kurzer Zeit auf den Wirth, welcher ihr als Substrat gedient hat, specialisirt sein soll, dass sie andere Wirthpflanzen zu inficiren nicht mehr im Stande wäre. Und doch sind eine Anzahl Fälle bekannt geworden, welche beweisen, dass das Rassenbildungsvermögen bei den Pilzen ausserordentlich entwickelt ist und schon in kürzester Zeit zu speciellen Formen führt. Elfving (11.) hat beobachtet, dass die Conidien von *Eurotium herbariorum* bei einer gewissen mittleren Intensität der directen Sonnenbeleuchtung Hefeformen liefern, welche sogleich derartig fixirte Rassen vorstellten, dass sie sich nicht mehr in das *Eurotium* zurückführen

1) Eine interessante Analogie hiezu sehen wir in der Erscheinung, dass gewisse *Gymnosporangium*-Sporidien auf einer grossen Anzahl von *Rosaceen* Infection hervorrufen; auf vielen derselben werden *Roestelien* und *Spermogonien* erzeugt, welch erstere durch Infection eines *Juniperus* die Art erhalten. Blind endigt aber der Kreislauf des Pilzes, wenn, was bei gewissen *Rosaceen* zutrifft, nur *Spermogonien* gebildet werden, welche — wenigstens nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen — für die Erhaltung der Art bedeutungslos sind. (S. die Tabellen in 38, pag. 403.)

liessen,[1]) — gewissermaassen also auch blind endigende Zweige im Entwickelungsgang des Pilzes.

Brefeld (6) hat die Erfahrung gemacht, dass gewisse *Ustilagineen,* wenn sie einige Zeit in künstlichen Nährlösungen gezüchtet worden waren, die Fähigkeit verloren, lebende Pflanzen zu inficiren. Kissling (22) endlich kam bei Infectionsversuchen mit *Botrytis cinerea* zu Resultaten, welche an die uns beschäftigenden Fälle sehr nahe herankommen; er fand, dass dieser Pilz in verschiedenen Generationen gewisse Substrate sehr verschieden energisch angreift. Wurden Sporen derselben z. B. auf eine angeschnittene Frucht (Birne) gebracht, so erzeugten sie Mycel und Conidien. Diese Conidien gaben, auf das gleiche Substrat gebracht, einem viel kräftigeren Mycel und einer üppigeren Conidienbildung Ursprung u. s. w. Marshall Ward (42.) beobachtete, dass *Botrytis cinerea*-Sporen, welche auf künstlichem Nährboden gewachsen waren, häufig nicht im Stande waren, gelbe Rüben zu inficiren; leicht gelang dies dagegen, wenn die Conidien auf gelben Rüben entstanden waren.

Aehnliche Erfahrungen macht übrigens jeder, der Pilze auf lebenden oder todten Substraten züchtet. So beobachtete ich selbst, dass die Uebertragung des Mehlthaues von *Hypericum perforatum* auf *Hypericum montanum* sehr schwierig und langsam erfolgte. Manche Infectionsstellen verschwanden sogar wieder. Allmählich aber, als erst die spärlichen auf *H. montanum* gebildeten Conidien keimten und eine weitere Infection hervorbrachten, wurden die Rasen üppiger; gingen noch 2—3 Generationen darüber hinweg, so war der Pilz an sein neues Substrat soweit angepasst, dass er sich bald ausserordentlich üppig entwickelte.[2])

Eine schnell fortschreitende Rassenbildung der Conidiengeneration, welche zur Folge hat, dass dieselbe speciellen Wirthen mehr oder weniger ausschliesslich angepasst ist, widerspricht also nicht unseren auf thatsächliche Beobachtungen begründeten Ansichten.

Es erübrigt also nur noch den exacten Beweis zu erbringen, dass im Gegensatz dazu die sexuell entstandenen Ascosporen die Fähigkeit besitzen, eine grössere Anzahl von Arten zu inficiren, dass

---

1) Klebs (24), welcher die Elfving'schen Versuche nachprüfte, kam nicht zu den gleichen Resultaten. Eine weitere Nachuntersuchung der Elfving'schen Beobachtungen wäre deshalb sehr wünschenswerth.

2) In diesem Zusammenhang wäre auch zu erwähnen die von Nobbe und Hiltner (30) bewerkstelligte Ueberführung der Knöllchenbacterien der Erbse in solche der Bohne im Lauf von zwei Generationen.

also die Ascosporen gewissermaassen das Bestreben haben, den Kreis der Wirthpflanzen weit zu erhalten, während die Specialisirung des Parasitismus eine vorzugsweise den Conidien zukommende Tendenz zu sein scheint. Diesen Beweis hoffe ich in einiger Zeit liefern zu können.

Ich legte mir, als ich auf Grund meiner Beobachtungen zu dem oben dargestellten Resultat gelangte, die Frage vor: Sollte nicht schon in anderen Gruppen parasitischer Pilze nachgewiesen worden sein, dass verschiedenen Sporengenerationen eine mehr oder weniger ungleichgrosse Infectionskraft zukommt? Vor allem war zu erwarten, dass Eriksson (12 etc.) bei seinen wichtigen Studien über specialisirte Getreideroste einem derartigen Fall auf die Spur gekommen sei.

Nachdem dieser Forscher auf Grund von *Uredo*-Infectionen seine *Puccinia graminis* (s. s.) in drei spezialisirte Formen: f. sp. *Secalis,* f. sp. *Avenae* und f. sp. *Airae* zerlegt hatte, schien es nicht ausgeschlossen, dass das *Aecidium* auf *Berberis vulgaris* die Brücke für diese Spezialformen bildet. Diese Erwartung — welche Eriksson selbst hegte — hat sich nicht bestätigt. Durch Culturversuche mit fortlaufenden Generationen hat derselbe nachgewiesen, dass es entsprechend den drei Formae speciales der *Uredo*-Generation von *Puccinia graminis* auch drei biologisch verschiedene *Aecidien* auf derselben *Berberis*-Art gibt, also im vorliegenden Fall eine Ueberführung der drei Formae speciales in einander durch das *Aecidium* als Brücke ausgeschlossen ist.

Anders bei *Puccinia coronata!* Zwei der Formae speciales derjenigen *Puccinia,* welche ihr *Aecidium* auf *Rhamnus cathartica* bildet (*P. coronifera* Kleb.), nämlich f. sp. *Avenae* auf *Avena sativa* und f. sp. *Alopecuri* auf *Alopecurus pratensis* lassen sich mittelst ihrer *Uredo*-Sporen nicht in einander überführen. Dagegen erhielt Eriksson als er mittelst der Sporidien von *Alopecurus* auf *Rhamnus cathartica* *Aecidien* erzeugte, und mit diesen Aecidiosporen *Avena sativa* und *Alopecurus pratensis* inficirte, auf beiden Pflanzen *Uredo*-Häufchen. In diesem Fall dürfte also die *Aecidium*-Generation als Brücke für die auf Grund der *Uredo*-Infection aufgestellten Formae speciales dienen. Eriksson allerdings, welcher auf dem Standpunkt steht, dass alle Sporengenerationen bezüglich ihrer Infectionsfähigkeit gleichwerthig seien, führt, um die Beweiskraft dieses Versuches abzuschwächen, an, dass bei der Ausführung desselben einige Nachlässig-

keiten untergelaufen sein könnten, welche dieses — seiner Auffassung widersprechende — Resultat verschulden dürften.

Auch unter den Klebahn'schen Versuchen finden sich einige, welche — unparteiisch betrachtet — dafür zu sprechen scheinen, dass es *Aecidien* gibt, welche specialisirte *Uredo*- und *Teleuto*-Generationen als Brücke verbinden.

Laut Bericht III (23) hat Klebahn mittelst *Uredo*-Infection nachgewiesen, dass *Coleosporium Euphratiae* (auf *Alectorolophus* und *Euphrasia*) und *Coleosporium Melampyri* (auf *Melampyrum*) zwei verschiedene Arten sind, welche beide ihr *Aecidium (Peridermium)* auf *Pinus silvestris* bilden. Ein nicht ganz überzeugendes Resultat ergeben die Infectionsversuche mittelst *Aecidio*-Sporen. Bei zehn Impfungen mittelst Nadelrostes verschiedener Provenienz zeigte sich, dass in sechs Fällen *Melampyrum* pilzfrei blieb, während *Alectorolophus* inficirt wurde. In vier Fällen aber trat auf beiden Pflanzen Infection ein.

Gewisse vom Verfasser hervorgehobene (s. Original) Nebenumstände lassen allerdings die Deutung zu, dass trotz der vier Fälle beiderseitiger erfolgreicher Infection die Specialisirung des Parasitismus auch den *Aecidien* zukomme. Ebenso gut aber kann behauptet werden, die verwendeten *Aecidio*-Sporen inficiren zwar mit Vorliebe *Alectorolophus*, unter günstigen Umständen aber auch *Melampyrum*, und das *Aecidium* bildet demnach eine Brücke für die specialisirten *Uredo*-Generationen.

Aber angenommen selbst, die Auffassung des Autors entspreche im vorliegenden Fall den Thatsachen, so kann kein Zweifel darüber bestehen, dass die von mir vermutheten Fälle in der Natur existiren müssen (welche allerdings noch nicht ermittelt sind, wahrscheinlich weil man noch nicht darnach gesucht hat, oder sich vielmehr stets a priori auf den Standpunkt der physiologischen Gleichwerthigkeit aller Sporengenerationen gestellt hat).[1])

Der nachstehend entwickelte Gedankengang, dessen Folgerichtigkeit wohl niemand wird bestreiten können, führt in ungezwungener Weise zu diesem Schluss. Alle bisherigen Erfahrungen weisen, wie die meisten *Uredineen*-Biologen zugeben, darauf hin, dass zahlreiche

1) Herr Professor Klebahn hob in einer brieflichen Mittheilung, in welcher er in freundlichster Weise einige Fragen von mir beantwortete, hervor, dass „man bisher bei den Rostpilzen gar nicht daran gedacht habe, dass verschiedene Sporengenerationen sich verschieden verhalten könnten“, weshalb die Anzahl der Fälle, in welchen *Uredo*-Infectionen mit *Aecidium*-Infectionen verglichen wurden, noch mehr beschränkt ist. Nicht unerwähnt möge bleiben, dass Herr Professor Magnus schon im Jahr 1894 die Möglichkeit eines verschiedenen Verhaltens von *Aecidio*- und *Uredo*-Sporen angedeutet hat (27).

Rostpilze sich gegenwärtig in einem Stadium fortschreitender Specialisirung — was den von ihnen bewohnten Wirth anlangt — befinden.

Die Einwürfe, welche in einzelnen Fällen von verschiedener Seite [z. B. Magnus (25)] auf die von Fischer (16) zuerst geäusserte Annahme, dass die Rostpilze ursprünglich wahrscheinlich plurivor gewesen seien, gemacht wurden, hat Dietel (9) auf Grund seiner ausserordentlich reichen Erfahrung auf dem Gebiet der *Uredineen*-Systematik zu widerlegen gewusst. Verloren gegangene Pleiophagie aber deckt sich mit fortschreitender Specialisirung, vorausgesetzt, dass nicht überhaupt Stillstand in der Entwickelung eingetreten ist.

Fassen wir nun einige jener Rostpilze ins Auge, welche die eigenthümliche Erscheinung zeigen, dass sie ihre *Uredo*- und *Teleuto*-Sporengenerationen auf verschiedenen oft einander systematisch sehr fernstehenden Wirthpflanzen bilden, während die zugehörigen *Aecidien* — welche aber biologisch verschieden sind, wie in mehreren Fällen durch Versuche mit fortlaufenden Generationen nachgewiesen worden ist — auf einer und derselben Pflanze zur Entwickelung kommen. Solche sind z. B.:

1. *Coleosporium*-Arten (*Uredo*- und *Teleuto*-Generation auf *Senecio, Tussilago, Sonchus, Inula* etc.) für die zugehörigen *Aecidium*-Generationen (*Peridermium*) ist *Pinus silvestris* gemeinsamer Wirth;

2. *Melampsora*-Arten auf *Salix*-Arten, gemeinsamer Wirth der resp. *Aecidien* ist *Larix europaea*;

3. die zahlreichen specialisirten Getreideroste, z. B. *P. Graminis* mit drei Formae speciales (*Secalis, Avenae* und *Airae*), welche sämmtlich ihr *Aecidium* auf *Berberis vulgaris* bilden,[1]) u. a.

Aller Wahrscheinlichkeit nach haben sich jene biologisch verschiedenen *Aecidien* aus einem einzigen entwickelt, wofür vor allem die mehr oder weniger vollkommene morphologische Uebereinstimmung der *Aecidio*-Sporen und Pseudoperidien spricht. Es muss also eine Zeit gegeben haben, in welcher die von einem einzigen *Aecidium* stammenden Sporen die Fähigkeit besessen haben, alle jene Wirthpflanzen zu inficiren, auf welchen wir heute specialisirte *Uredo*-Formen beobachteten, z. B. jenes *Ur-Aecidium* auf *Berberis vulgaris* muss damals sowohl *Avena* als auch *Secale cereale* und *Aira caespitosa* inficirt haben. Zu gleicher Zeit wäre es damals wohl auch möglich gewesen, mittelst der *Uredo*-Generation den Pilz von einer auf die

---

1) Auch der umgekehrte Fall kommt vor (*Uredo-Teleuto*-Generation auf einer, *Aecidium* auf verschiedenen Wirthen), z. B. *Pucc. Caricis montanae* Fisch. und *P. Aecidii Leucanthemi* Fisch., u. a.

andere der letztgenannten Wirthpflanzen zu übertragen, was heute erwiesenermaassen nicht mehr durchführbar ist.

Fragen wir uns nun: In welcher Generation hat sich wohl die Specialisirung des Parasitismus, welche schliesslich zu dem heutigen Zustand führte, zuerst geltend gemacht? Offenbar nicht in der *Aecidium*-Generation, welche entsprechend der sich stets gleich bleibenden Wirthpflanze, weniger Gelegenheit zum Variiren hatte, sondern vielmehr in der *Uredo*-Generation, welche sich mehr und mehr der einen oder anderen Wirthpflanze anpasste.

Wir können uns ferner nicht wohl denken, dass die Specialisirung der *Aecidien* plötzlich eingetreten ist, vielmehr müssen sich auf dem Weg der Gewohnheitsrassen (conf. Magnus 27) *Aecidium*-Formen ausgebildet haben, von welchen die eine vorzugsweise *Secale cereale, Hordeum vulgare* und *Triticum repens,* dagegen nur mangelhaft *Avena sativa, Milium effusum* etc. zu inficiren im Stand war, während eine andere vorzugsweise *Avena sativa* etc., und nur mangelhaft die übrigen Getreidearten inficirte, u. s. w. Dann muss es aber, da die Specialisirung in der *Uredo*-Generation offenbar immer einen kleinen Vorsprung hatte, ein Stadium gegeben haben, in welchem der letzteren die Fähigkeit bereits verloren gegangen war, von einer Wirthpflanze auf die andere (z. B. von *Avena* auf *Secale* etc.) überzugehen, während die auf *Berberis* lebende *Aecidium*-Generation noch die Kraft besass, alle Wirthpflanzen der *Uredo-Teleuto*-Generation zu inficiren, wenn auch in ungleicher Weise, d. h. in jenem Stadium bildete das Aecidium die Brücke für die specialisirte Uredo-Teleutoformen.

Welche Zeiträume nöthig sind zur mehr oder weniger vollkommenen Specialisirung einer *Uredo*- oder selbst einer *Aecidium*-Generation, entzieht sich unserer Einsicht.

Jedenfalls aber ist es verfehlt, bei solchen in fortwährender Entwickelung begriffenen Pilzen (wie den sich specialisirenden Rostpilzen) an der vorgefassten Meinung fest zu halten, dass, wenn die *Uredo*-Generation nicht mehr von einer Pflanze auf die andere übergeht, auch die *Aecidium*-Generation schon specialisirt sein müsse. Es ist sehr leicht möglich, dass der Experimentator zuweilen gerade einen derartigen Fall unter den Händen hat, für welchen die soeben theoretisch entwickelten Verhältnisse zutreffen, welcher also sozusagen einen für ihn besonders interessanten „Moment in der Erscheinungen Flucht“ darstellt.

Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, dass dieser für gewöhnlich

wohl vorübergehende Zustand in der phylogenetischen Entwickelung in einzelnen Fällen sich als besonders vortheilhaft erweist und entsprechend dem Gesetz der natürlichen Zuchtwahl in einen Dauerzustand übergeht.

IV. Der Ernährungsmechanismus von Sphaerotheca Humuli auf Humulus Lupulus.

Nachdem von De Bary (1) die Beobachtung gemacht worden war, dass verschiedene Mehlthaupilze sich mit Hilfe von Haustorien, welche die Epidermiszellen der Wirthpflanze aussaugen, ernähren, war diese Ansicht dahin verallgemeinert worden, dass dieser Ernährungsmechanismus als der ganzen Familie zukommend betrachtet wurde.

Vor zwei Jahren hat Palla (31) nachgewiesen, dass die Gattung *Phyllactinia* insofern von der Regel abweicht, als hier die Hyphen nicht die äusseren Epidermiszellwände durchbohren, sondern durch die Spaltöffnungen Seitenhyphen in das Mesophyll treiben, welche intercellular verlaufen und Haustorien in einzelne Schwammparenchymzellen entsenden.

Die Haustorien der *Erysipheen* sind in der neuesten Zeit noch einmal Gegenstand einer Untersuchung gewesen, wobei sich gleichfalls Resultate ergaben, welche von denjenigen De Bary's abweichen. Grant Smith (45) untersuchte die feinere Structur der Haustorien einiger *Erysipheen* und machte bei dieser Gelegenheit die Beobachtung, dass *Uncinula Salicis* ausser den gewöhnlichen, die Epidermiszellen aussaugenden Haustorien häufig auch noch solche entwickelt, welche subepidermale Zellen befallen. —

Schon seit längerer Zeit fiel mir auf, dass *Sphaerotheca Humuli* auf *Humulus lupulus* (sowie einige andere *Erysipheen*) in der Art des Auftretens eine eigenthümliche Erscheinung zeigen, welche mit der herrschenden Vorstellung von Ernährungsmechanismus der *Erysipheen* schwer in Einklang zu bringen ist. Sehr häufig nämlich — nicht immer! — beobachtet man an von Mehlthau befallenen Hopfenblättern, dass mit völlig isolirten Infectionsstellen auf der Oberseite Conidien- oder Perithecienrasen auf der Unterseite, welche gleichfalls vollkommen isolirt sind, zusammenfallen oder umgekehrt.

Diese Erscheinung legt — besonders in Erinnerung an das abweichende Verhalten von *Phyllactinia* und *Uncinula* — die Vermuthung nahe, dass Ernährungshyphen, statt nur in die Epidermiszellen einzudringen, vielleicht das Blatt seiner ganzen Dicke nach durch-

bohren und so die Infection der gegenüberliegenden Blattseite veranlassen.

Ich untersuchte, um die angeregte Frage zu entscheiden, eine grosse Anzahl von Schnitten durch solche Blattstücke mit isolirten correspondirenden Infectionsstellen oben und unten, ausserdem zum Vergleich Blätter von *Salix purpurea,* welche von *Uncinula Salicis* befallen waren, und kam zu folgendem Resultat: In keinem einzigen Fall war es möglich, bei *Humulus* nachzuweisen, dass die Haustorien in anderen als Epidermiszellen angelegt werden. Niemals ferner konnte eine myceliale Verbindung correspondirender Infectionsstellen der Ober- und Unterseite constatirt werden. Demnach muss das Zusammentreffen von Infectionsstellen an Ober- und Unterseite doch dem Zufall zugeschrieben werden.

Anderseits konnte ich die Beobachtung Grant Smith's bestätigen, nach welcher bei *Uncinula Salicis* häufig Haustorien in einer unter der Epidermis gelegenen Palissadenzelle gebildet werden. Aus dem Vergleich der beiden Befunde (an *Humulus* und *Salix*) ergibt sich zugleich ungezwungen die Erklärung für dieses ungleiche Verhalten. Es ist bedingt durch die verschiedene Art und Weise des Reagirens der Wirtpflanze auf den Angriff des Parasiten.

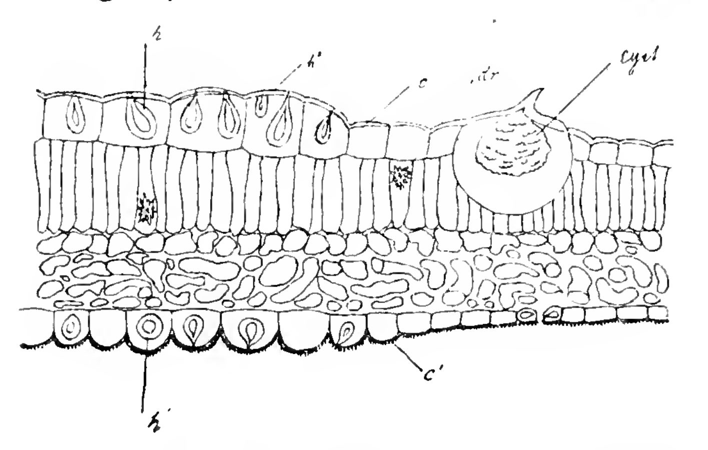


Fig. 27. *h* Haustorien, *c* Cuticula, *dr* Oxalatdrusen, *cyst* Cystolith.
NB. Das Luftmycel ist in der Zeichnung nicht widergegeben.

Die beistehende Figur (Fig. 27) eines Blattquerschnittes von *Humulus lupulus* zeigt, dass die Epidermiszellen, welche von den Haustorien befallen sind, starke Hypertrophie erlitten haben. Sie erreichen oft eine ausserordentliche Grösse und stehen zuweilen an Lumen den cystolithenführenden Zellen wenig nach. Dieses vom Parasiten angeregte abnorme Wachsthum der Epidermiszellen lässt es verständlich erscheinen, warum der Pilz keine Veranlassung hat, tiefer in das Blattgewebe einzudringen. Er findet reichlich Nahrung in den Epidermiszellen, nach welchen, entsprechend ihrer abnormen Grösse, sich zweifellos ein lebhafter Strom von Nahrungsstoffen aus dem benachbarten Gewebe ergiesst. Aeusserlich gibt sich die Hypertrophie der Epidermiszellen zu erkennen in Form buckelartiger Erhöhungen, welche meist an der Oberseite convex gewölbt erscheinen.

Anders bei *Salix.* Eine Verunstaltung des Blattes wird durch

den Pilz nicht bewirkt. Die Epidermiszellen reagiren nicht auf den vom Parasiten ausgehenden Reiz, und werden nicht zu abnormalem Wachstum angeregt. Bei ihrer Kleinheit bieten sie den Haustorien offenbar auch wenig Nahrung. Dem Pilz bleibt also nichts anderes übrig als einzelne Haustorien auch in die nächste Zelllage, nämlich in die obersten Palissadenzellen zu entsenden, in welchen die Haustorien oft eine ausserordentliche Grösse erlangen, was auf dort bestehende günstige Ernährungsbedingungen schliessen lässt.

Zusammenfassung.

Ich möchte zum Schluss der Uebersichtlichkeit halber die wichtigsten Resultate der vorstehenden Untersuchungen kurz widergeben:

1. Die Conidien von Phyllactinia werden nicht, wie bisher angenommen worden war, einzeln, sondern in gleicher Weise wie bei den anderen *Erysipheen* in Ketten abgeschnürt.

2. *Uncinula Aceris* bildet zweierlei Conidien; nämlich: a) normale: 30—35 μ gross, abgerundet, leicht abfallend, gut keimend; b) abnormale: rückgebildet (wahrscheinlich infolge ungünstiger Ernährung), sehr klein (ca. 8—12 μ), cylindrisch, an den Enden nicht abgerundet; dieselben fallen ausserdem dadurch auf, dass sie schwer einzeln frei werden, vielmehr in langen Ranken abfallen und durchaus nicht zum Keimen zu bringen sind; ich nenne sie Hungerconidien.

3. Die Keimschläuche zahlreicher Erysipheen-Conidien reagiren in sehr charakteristischer Weise auf Licht- und Berührungsreiz. Der Lichtreiz bewirkt eine Beschleunigung der Keimschlauchbildung, sowie in vielen Fällen ein Wachsthum des Keimschlauches gegen die Lichtquelle hin. Mit der Reaction auf Contactreiz steht die Art und Weise der Appressorienbildung in naher Beziehung.

4. Die Vorgänge der Keimschlauchbildung können — besonders innerhalb der schwierigen Gattung *Erysiphe* — als Kriterien zur Umgrenzung der Arten Verwendung finden. Besonders kommen hier in Betracht: Grösse, Gestalt, Verzweigungsgrad, Aeusserungen des Heliotropismus und Haptotropismus der Keimschläuche. So kann auf Grund der Keimungserscheinungen als sicher angenommen werden, dass die auf *Boragineen* schmarotzende *Erysiphe* verschieden ist von dem auf Compositen lebenden Mehlthaupilz — beide bisher als *E. Cichoriaceum* bezeichnet. Gleiches gilt für *Erysiphe* auf *Papilionaceen* und auf *Umbelliferen* — beide bisher als *E. Polygoni* bezeichnet — u. a.

5. Die Infectionsversuche mittelst Conidien haben ergeben, dass die Uebertragung eines Mehlthaupilzes von einer Wirthpflanze auf eine andere — nach den bisherigen Anschauungen dem gleichen Pilz als Nährboden dienende — in zahlreichen Fällen nicht gelingt. Daraus den Schluss zu ziehen, dass ebenso viele biologische Arten existiren als Nährpflanzen — auf welche ein Pilz beschränkt zu sein scheint —, wäre übereilt, wenn auch, nach den Erfahrungen, welche man bei anderen Pilzgruppen (besonders Uredineen) gemacht hat, nicht ganz von der Hand zu weisen. Der Umstand aber, dass auf einjährigen Pflanzen, z. B. *Senecio vulgaris* (bei welchem also Mycelüberwinterung ausgeschlossen ist), eine *Erysiphe* sich in jedem Jahr reichlich entwickelt, ohne indessen je zur Perithecienbildung zu gelangen, legt die Vermuthung nahe, dass mittelst der Ascosporen die Uebertragung eines Mehlthaupilzes von einer Art auf eine andere (Wirthpflanze) wohl möglich ist. Demnach wären die Ascosporen dadurch ausgezeichnet, dass sie das Bestreben zeigen, den Kreis der Wirthpflanzen eines Pilzes weit zu erhalten, während die Conidien sich sehr schnell einem bestimmten Substrat anpassen.

Ob es möglich sein wird, hiefür einen exacten Beweis zu liefern, muss bei der Schwerzugänglichkeit reifer *Erysipheen*-Ascosporen, dahingestellt bleiben. Hingegen lassen die Resultate der zahlreichen mit *Uredineen* angestellten Infectionsversuche Eriksson's, Klebahn's, Fischer's u. A. darauf schliessen, dass es bei dieser Familie analoge Fälle gibt, d. h. dass *Aecidium*-Formen existiren, welche die Fähigkeit besitzen, mehrere verschiedene Arten von Wirthpflanzen zu inficiren, während die bezüglichen *Uredo*-Generationen specialisirt sind, d. h. nicht die Fähigkeit besitzen, von einer Wirthpflanze auf die andere (verschiedener Art) überzugehen.

Auf die wahrscheinliche physiologische Ungleichheit der verschiedenen Sporengenerationen bei specialisirten Pilzen wäre deshalb gelegentlich künftiger Untersuchungen das Augenmerk zu richten.

6. Der Ernährungsmechanismus der Mehlthaupilze ist verschieden, je nach dem wie die Wirthpflanze auf den vom Pilz ausgehenden Reiz reagirt.

Die Haustorien beschränken sich auf die Epidermiszellen, wenn die das Haustorium beherbergende Zelle hypertrophirt wird und infolge dessen reichlichen Zufluss von Nährstoffen nach der vergrösserten Zelle stattfindet *(Sphaerotheca Humuli)*. Die Haustorien dringen

dagegen häufig in das Mesophyll ein, wenn die Epidermiszellen zu einer abnormen Vergrösserung nicht angeregt werden (z. B. *Uncinula Salicis*).

Litteratur.

1. de Bary, *Eurotium, Erysiphe, Cicinnobolus.* (Abh. der Senkenberg'schen Naturf. Gesellschaft. Bd. VII, 1871.)
2. — — Recherches sur le developpement de quelques champignons parasites. (Ann. sc. nat. Sér. IV Botanique, t. XX, 1863.)
3. Brefeld, Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde. (Bot. Zeitung Bd. 35, 1877.)
4. — — Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. (Untersuchungen aus dem Gesammtgebiet der Mycologie.) Heft IV, 1881.
5. — — Ebenda. Heft VIII, 1889. (Basidiomycetes.)
6. — — „ „ XI, 1895. (Brandpilze.)
7. Büsgen, Ueber einige Eigenschaften der Keimlinge parasitischer Pilze. (Bot. Ztg. Bd. 51, 1893.)
8. Cieslar, Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Keimung der Samen. (Forschungen auf dem Gebiet der Agriculturphysik. Bd. VI, 1893.)
9. Dietel, Waren die Rostpilze in früheren Zeiten plurivor? (Bot. Centralbl. Bd. 79, 1899.)
10. — — et Neger, *Uredinaceae chilenses* III (Engler's Botanische Jahrbücher Bd. 27, 1899.)
11. Elfving, Studien über die Einwirkung des Lichtes auf die Pilze. Academische Abhandlung. Helsingfors 1890.
12. Eriksson, Ueber die Specialisirung des Parasitismus bei den Getreiderostpilzen. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XII, 1894.)
13. — — Der heutige Stand der Getreiderostfrage. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XV, 1897.)
14. — — und Henning, Die Hauptresultate einer neuen Untersuchung über die Getreideroste. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten. Bd. IV, 1894.)
15. — — Bidrag till Kännedomen om våra odlade växters sjukdomar I. (Referat im Bot. Centralbl. Bd. 26, 1886.)
16. Fischer, Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen über Rostpilze. (Beitrag zur Kryptogamenflora der Schweiz. Bd. I, Heft 1, 1898.)
17. — — Fortsetzung der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen etc. (Ber. d. schweiz. bot. Ges. Heft 11, 1901.)
18. Giesenhagen, Die Entwickelungsreihen der parasitischen *Exoasceen.* (Flora 1895. Bd. 81 [Ergänzungsband].)
19. Heinricher, Ein Fall beschleunigender Wirkung des Lichtes auf die Samenkeimung. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 17, 1899.)
20. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle. 1867.
21. Jacky, Der *Chrysanthemum*-Rost. (Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten. Bd. X, 1900.)
22. Kissling, Zur Biologie der *Botrytis cinerea.* (Dresden 1889.)
23. Klebahn, Culturversuche mit heteroecischen Rostpilzen. I—VIII. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten.

24. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
25. Magnus. Ueber die Beziehungen zweier auf *Stachys* auftretenden *Puccinien* zu einander. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XVI, 1898.)
26. — — Der Mehlthau auf *Syringa vulgaris* in Nordamerika. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XVI, 1898.
27. — — Die systematischen Unterschiede nächst verwandter parasitischer Pilze auf Grund ihres verschiedenen biologischen Verhaltens. (Hedwigia, Bd. XXXIII, 1894.)
28. Moeller, Ueber die Cultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen. (Ref. in Bot. Zeitung. Bd. XXXXVI, 1888.)
29. Neger, Beiträge zur Biologie der *Erysipheen* I. (Flora. Bd. 88, 1901.)
30. Nobbe und Hiltner, Künstliche Ueberführung der Knöllchenbacterien von Erbsen in solche von Bohnen. (Centralbl. f. Bact. u. Parasitenkunde. II. Abt., 1900.)
31. Palla, Ueber die Gattung *Phyllactinia*. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 17, 1899.)
32. Popta, Beiträge zur Kenntniss der Hemiasci. (Flora, Bd. 86, 1899.)
33. Rauch, Beitrag zur Keimung von *Uredineen*- und *Erysipheen*sporen in verschiedenen Nährmedien. (Inaug.-D. Erlangen 1895.)
34. Salmon, A monograph. of the *Erysiphaceae*. (Mem. of the Torrey botanical Club Vol. IX. 1900.)
35. — — The Strawberry Mildew *(Sphaerotheca Humuli)*. (Journal of the R. horticultural Soc. Vol. XXV. 1900.)
36. Schlichting, Zur Bekämpfung des Apfelmehlthaues. (Der praktische Rathgeber im Obst- und Gartenbau. Jahrg. XVI.)
37. Stebler, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Keimung. (Bot. Zeitung. Bd. VII, 1881.)
38. v. Tubeuf, Pflanzenkrankheiten durch kryptogame Parasiten verursacht. Berlin 1895.
39. Tulasne, Selecta fungorum carpologia. Tom. I. Paris 1861.
40. van Tieghem, Action de la lumière sur la végétation du Penicillium glaucum dans l'huile. (Bull. Soc. bot. de France. 1881.)
41. Wiesner, Ueber die Ruheperiode und über einige Keimungsbedingungen der Samen von *Viscum album*. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XV, 1897.)
42. Ward Marshall, On some relations between Host and Parasite in certain epidemic diseases of plants. (Proceedings of the R. Soc. of London. Bd. XXXXVII, 1889—1890.)
43. Zanardini in Mohl, Ueber die Traubenkrankheit. Bot. Ztg. Bd. XI, 1853.
44. Zopf, Ueber einen neuen Inhaltskörper in pflanzlichen Zellen. (Ber. d. d. bot. Ges. Bd. V, 1887.)
45. Grant Smith, The haustoria of the *Erysiphaceae*. (Bot. Gazette, Bd. XXIX, 1900.)

Bemerkung zu den Figuren.

Fig. 24. Vergr. 350.
„ 25. „ 225.
„ 27. „ 200.
Alle anderen Fig.: Vergr. 250.

Ueber die Bildung von „verjüngten" Stämmchen bei alternden Weiden.

Von
Dr. G. Tischler in Heidelberg.

Mit 4 Abbildungen im Text.

Dass gerade die Weiden eine sehr starke Reproductionsfähigkeit besitzen, ist ja eine altbekannte Thatsache, dass diese aber in extremen Fällen durch eine Spaltung des Baumes und Bildung von Theilstämmchen bis zu einer Art „Verjüngung" führt, ist wenig beachtet worden.

Zuweilen finden wir bei alternden Kopfweiden, wenn das ganze Kernholz des Baumes bereits abgestorben und in Zerfall begriffen ist, dass auch einige Streifen des Splintholzes in ihrem ganzen Verlaufe von der Wurzel bis zur Krone absterben. Das sind die Theile, bei denen die Rinde durch Verletzung des Baumes abgestorben oder abgeschält ist. Zwischen solchen Partieen todten Splintholzes bleiben solche von lebenden erhalten mit noch vollständig gesunder Rinde. Durch die cambiale Thätigkeit wird an solchen Theilen eine lebhafte Phloëm- und Holzbildung, letztere besonders stark, angeregt.

Das Holz überwächst nun durch Ueberwallung die älteren stehen gebliebenen Partien des Splintholzes. Die Jahresringe haben hier eine bedeutend grössere Breite, als bei normalem Wachsthum, so in einem Falle von 7 und 6 cm im Gegensatz zu einer Breite von 2 und 1,1 cm der letzten Jahre vor der Callusbildung.

Dadurch dass in jedem Jahre die Ueberwallung des alten Holzes durch Callusbildung immer weiter vor sich geht, berühren sich in nicht allzu langer Zeit die beiden Callusränder, nachdem das alte ursprüngliche Splintholz, das nun für diesen verjüngten Stamm zum Mittelpunkt geworden ist, so weit verwittert ist, dass der Zusammenhang mit dem etwa doch dahinterliegenden älteren Holze verloren gehen muss. Nun kann der alte Stamm immer mehr verwittern, die jungen Stämmchen, die sich gänzlich aus dem Verbande des Hauptstammes loslösen, erweisen sich als vollständig lebenskräftig und können dann später normales Dickenwachsthum zeigen.

Ein Beispiel mag das Gesagte noch verdeutlichen. Eine alte Salix alba (Kopfweide), Höhe 2,50 m bis zu dem „Kopfe", Umfang in 1 m Höhe über der Erde 2,06 m, war im Innern vollständig ausgehöhlt, auch grössere Theile des Splintholzes mitsammt der Rinde waren schon

abgestorben, so dass eine äussere Oeffnung von 34 cm Breite vorhanden war. In dem Splintholze, das dieser Lücke zunächst war, begannen weitere Theile abzusterben, während einzelne Holzstreifen sich dazwischen lebend erhielten. So hatten sich zwei Stämmchen von dem Gesammtverbande des Baumes getrennt, die in 1 m Höhe über dem Boden 26 cm und 45 cm Umfang hatten. Sie besassen bis zur Wurzel getrennte Holzkörper, waren aber durch das abgestorbene oder im Absterben begriffene Holz unter einander noch theilweise verbunden. Von diesen beiden Stämmchen war das erste ziemlich abgerundet, das zweite ziemlich flach und zeigte besonders ausgeprägt nur an einer Seite die oben geschilderte lebhafte Ueberwallung.

Ich liess diese Stämmchen durchsägen und fand auf dem Querschnitte Folgendes:

Das erste zeigte zwei deutlich von einander gesonderte Theile. Der nach innen zu gelegene war allerdings ebenso wie der äussere durch Callusbildung entstanden, doch bereits abgestorben und zeigte dunkle Färbung wie Kernholz. Er enthielt sieben Jahresringe von verschiedenem Durchmesser (6, 6, 6, 5, 5, 4, 4 mm). Die Grösse des ganzen betrug 6,5 : 4 cm. Von diesem inneren Theile war die Rinde vollständig abgeschält. Der äussere, allein noch lebende Theil zählte drei Jahresringe von etwas grösserer Dicke, 7, 10 und 6 cm. Seine Grösse war nur 5 : 2,3 cm. Fig. 1 soll uns denselben in ungefähr natürlicher Grösse veranschaulichen. Wir sehen an ihr die Jahresringe bis 1896, die für 1896—98 abgestorben, die von 1899—1901 lebend. Bei diesem äusseren Abschnitte können wir besonders gut die zunehmende Wölbung der Jahresringe durch Ueberwallung beobachten. Die Ringe für 1898 und 99 sind noch ganz flach, der für 1901 zeigt schon eine ziemlich starke Rundung. Die Rinde ist vom Jahre 1899 an besonders stark ausgebuchtet, sie reicht bis zu den auf unserer Figur mit Kreuzen bezeichneten Stellen. Wäre der Stamm länger stehen geblieben, dann wäre das Holz bis 1899 allmählich abgestorben und die Stelle X — X durch Callusbildung bald verschlossen. Von dem von dem Hauptstamme abgetrennten hätte sich somit ein weiteres „verjüngtes“ Stämmchen losgelöst.

Das zweite unserer beiden oben erwähnten Stämmchen war sehr flach, 15 : 3,5 cm breit mit Ausnahme des einen Endes, an dem die Jahresringe breiter wurden und schöne Ueberwallung eingetreten war. Fig. 2 gibt uns ein Bild davon in 1/4 nat. Grösse. Die Partien des alten Holzes setzen sich noch schärfer als oben von dem neuen ab, die Jahresringe sind in ersterem nicht mehr in ihrem ganzen Verlauf

zu verfolgen, da es schon zu stark verwittert ist. Die zu überwallende Lücke ist sehr viel grösser als bei dem ersten Stämmchen. Es ist uns ein Beispiel dafür, dass auch an relativ breiten Rindenlappen eine Bildung von „verjüngten“ Stämmchen erfolgen kann.

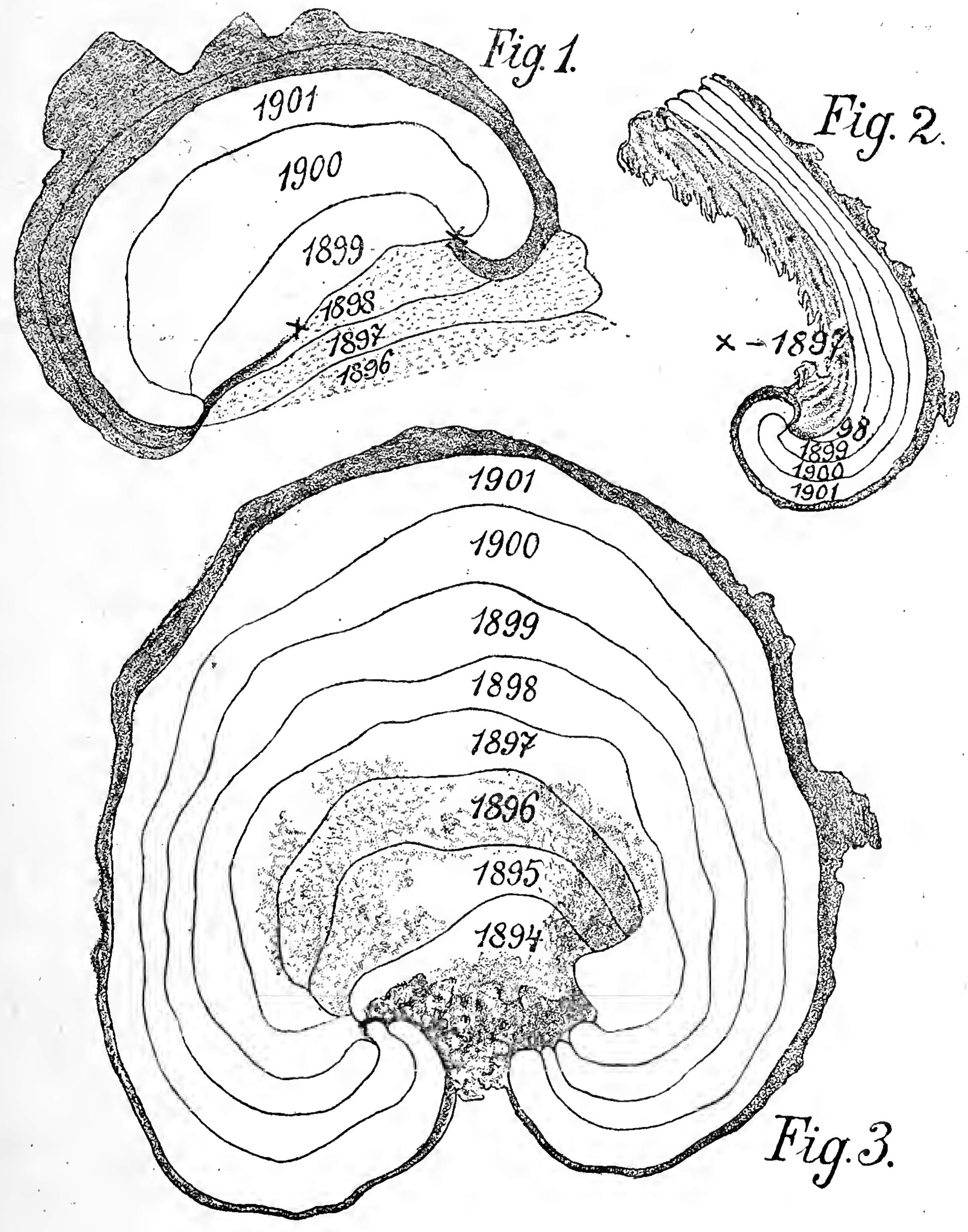


Fig. 1. Querschnitt durch ein junges Stämmchen von Salix alba, das infolge Hohlwerdens des Hauptstammes und Absterbens einiger Partien des Splintholzes und der Rinde sich aus dem Gesammtverbande losgelöst hatte. Die Jahresringe bis 1898 zeigen todtes, von da an lebendes Holz. Eine Ueberwallung tritt in den letzten Jahren sehr schön ein. — Bis zu × reicht die Rinde. — Nat. Gr.

Fig. 2. Desgl. durch ein Stämmchen desselben Baumes, das ziemlich flach ist. An einer Seite tritt lebhafte Ueberwallung ein. Von 1898 neues Holz. $^1/_4$ nat. Gr.

Fig. 3. Querschnitt durch ein Stämmchen, das sich durch Regeneration aus einem Rindenlappen eines alten abgeschälten entwickelt hat. Ueberall sind breite Jahresringe, ursprüngliches Holz fehlt vollkommen. Von der „Lücke“ aus beginnt Vermorschung einzutreten. $^1/_3$ nat. Gr.

Diese selbe lebhafte Holzbildung kann zuweilen auch künstlich hervorgerufen werden. Für Weiden liegt meines Wissens keine derartige Beschreibung vor[1]), für Linden dagegen bei Frank.[2]) Es heisst da: „Bisweilen aber ist, besonders an Linden, beobachtet worden, dass, wenn der eine (abgeschälte) Rindenlappen wenigstens oben oder unten noch mit der gesunden Rinde im Zusammenhange steht, derselbe auf der Innenseite Holz bildet, welches sich mit einem neuen Rindenüberzuge bedeckt. Wenn die abgelöste Rinde oben und unten noch in Verbindung mit dem Stamme steht, so bildet sich durch diesen berindeten Holzüberzug ein doppelter Stamm, oder wenn dabei die Rinde ringsum gelöst ist, gleichsam ein Futteral um das alte dann oft abgestorbene Holz mit einem wirklichen Zwischenraume zwischen beiden.“ In unserem Falle geht, wie wir sehen werden, die Trennung von dem alten Stamme viel weiter, als dass bloss ein „theilweiser Zwischenraum“ vorhanden ist.

Auf dem Gute meiner Eltern wurden einige Kopfweiden, Salix alba, die lästig geworden waren und deshalb aus dem betreffenden Terrain fortgeschafft werden sollten, wie das gewöhnlich zu geschehen pflegt, entrindet, um sie dann im nächsten Jahre bequem roden lassen zu können.

An einer dieser Weiden waren durch Zufall zwei Rindenstreifen erhalten geblieben, und zwar in ihrer ganzen Längenausdehnung. Diese schützten das darunter befindliche Splintholz vor dem Absterben, und während nun der ganze übrige Stamm abstarb und zu verwittern begann, trat bei dem einen der beiden Rindenstreifen eine fast vollständige Loslösung und an seiner Innenseite eine sehr starke Holzbildung auf. Bald kam ein stattliches Stämmchen zu stande, das sich nach Absterben der geringen Holzpartien, die es mit dem alten Baume oben und unten verbanden, von demselben bald vollständig loslöste. Auf unserer Photographie (Fig. 4) sehen wir das Resultat nach einigen Jahren. Der alte Baum zeigte nur noch an dem anderen, nicht abgelösten Rindenstreifen einiges Leben, bei unserem

1) Herr Professor Hartig hatte noch wenige Wochen vor seinem Tode die grosse Liebenswürdigkeit, mir auf eine diesbezügliche Anfrage mitzutheilen, er entsinne sich nicht, „dass der betreffende Prozess je abgebildet oder beschrieben worden sei“. Auch in Just's Jahresbericht fand ich keine Angaben hierfür. Es beweist dies, dass, wie Herr Professor Hartig gleichfalls betonte, „in der Litteratur seit einigen Jahrzehnten solchen Erscheinungen fast gar keine Aufmerksamkeit geschenkt worden ist“. Dem praktischen Botaniker dürfte der Vorgang wohl seit langer Zeit bekannt sein.

2) Die Krankheiten der Pflanzen. Bd. I, 2. Aufl., pag. 141. Breslau 1895.

„verjüngten“ hatten sich die Ränder wie vorhin zu einander gekrümmt und die Wunde durch Ueberwallung nach Möglichkeit geschlossen. Der Umfang des ganzen Stammes in 1 m über der Erde war 3,10 m,

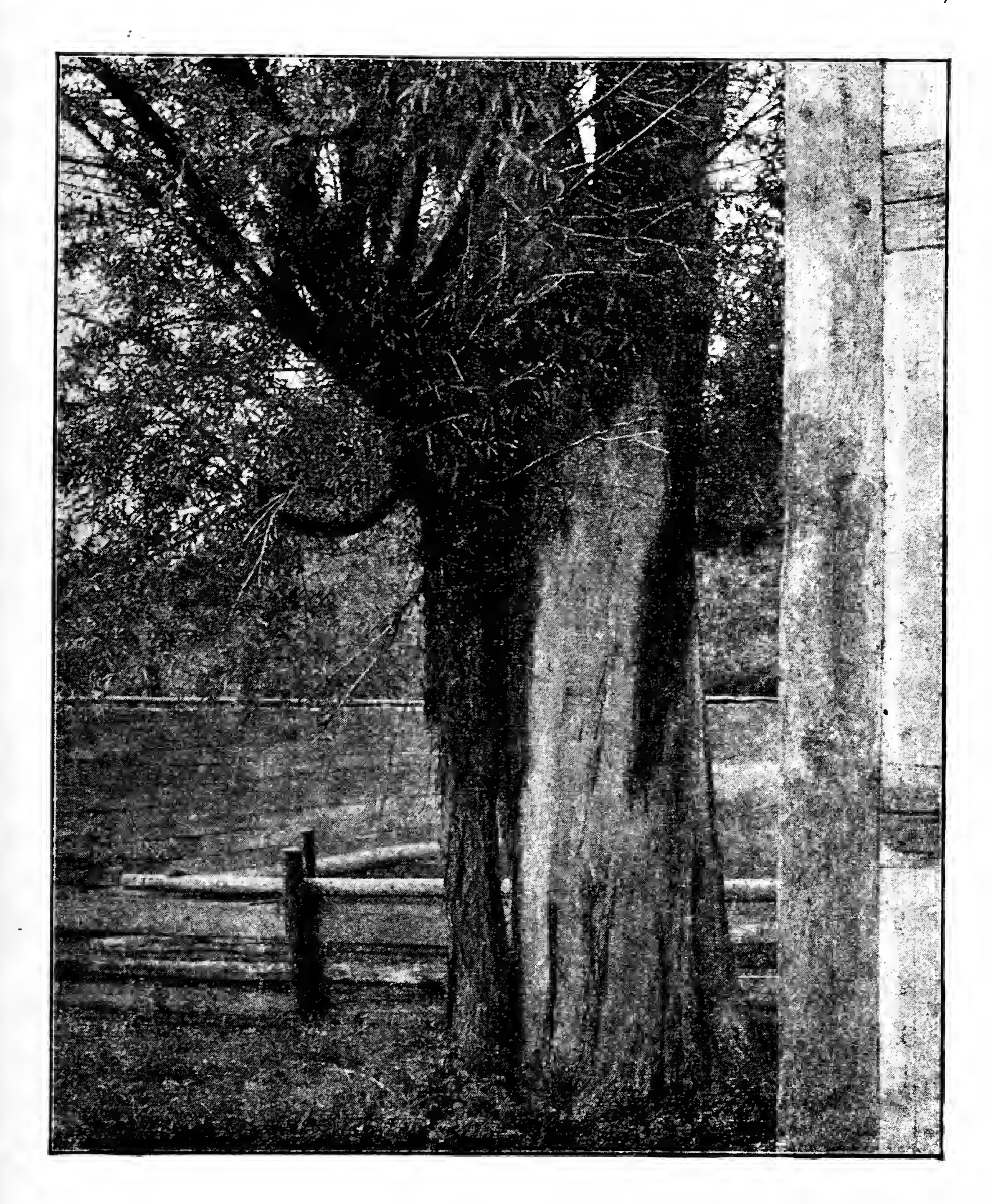


Fig. 4. Photographie des Hauptstammes mit dem regenerirten Stämmchen. Dasselbe ist vom Boden bis zur Krone von ersterem getrennt.

seine Höhe bis zum „Kopf“ 3 m, der Umfang des Theilstämmchens 63 cm. An der nach innen gekehrte Seite hatte die rindenlose „Lücke“, die also noch nicht vollkommen überwallt war, nach Messungen vom März 1901 eine Breite, in verschiedenen Höhen wechselnd zwischen 7, 8, 11, 10, 5, $2^1/_2$ cm. Im October 1901 liess ich das Stämmchen

durchsägen und erhielt auf dem Querschnitte das in Fig. 3 dargestellte Bild ($^1/_3$ nat. Gr.).

Die Jahresringe waren bis 1894 zurück zu verfolgen, an der starken Breite war aber zu sehen, dass nirgends wirklich „altes“ Holz vorlag, da die Ablösung des Rindenlappens in der Cambialzone erfolgt war. Das Holz von 1894—1896 war im Absterben, wohl weil es wegen der „Lücke“ nicht genug gegen die Atmosphärilien geschützt war; es begann dunkle Färbung wie Kernholz anzunehmen. Jahresring 1897—1901 zeigte lebendes, ziemlich gesundes Holz. Mit dem Jahre 1897 beginnt die Ueberwallung energischer zu werden; im letzten Jahre ist die „Lücke“ fast ganz geschlossen. Die Dicke der Jahresringe war überall recht gross, dabei ziemlich ungleich. An der breitesten Stelle betrug sie jedes Mal, von aussen begonnen, 12, 12, 19, 15, 9, 15, 18, 20, 15 cm, an der schmälsten ebenso 6, 5, 5, 6, 4, 7, 15, ?, ?; die innersten Ringe schienen überall von ziemlich gleicher Breite zu sein.

Es ist jetzt nachträglich schwer zu entscheiden, ob hier ein einfacher Reproductionsvorgang oder eine Regeneration vorliegt. Letztere hätten wir anzunehmen, wenn die gesammten Cambialzellen bei dem Abschälen zerstört worden wären. Ueber Regenerationen bei Bäumen finden wir in Frank, Die Krankheiten der Pflanzen, Beispiele und Litteratur. Dafür, dass aber auch für krautartige Pflanzen weitgehende Regenerationen bekannt sind, mag eine Beobachtung von Beyerinck[1]) dienen, nach der an einigen Exemplaren einer Subvarietät der Brassica oleracea acephala, die vollständig längsgespalten waren, die fehlenden Hälften gänzlich regenerirt wurden.

Doch wenn auch in unserem Falle Cambialzellen erhalten geblieben wären, also nur Reproduction vorläge, wäre es uns ein schönes Beispiel für die Lebenszähigkeit der Weiden.

Heidelberg, den 5. November 1901.

---

1) cit. Just's Jahresbericht 1883 I pag. 548. Ueber die Regenerationserscheinungen an gespaltenen Vegetationspunkten von Stengeln und über Becherbildung. Nederlandsch Kruitkundig Archief 4e deel, V stuk 1883, pag. 63—105.

Morphologische und biologische Bemerkungen.

Von

K. Goebel.

11. Ueber Homologien in der Entwickelung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane.

Mit 9 Abbildungen im Text.

Nachdem zuerst Thuret der epochemachende Nachweis gelungen war, dass Fucus eine sexuelle Fortpflanzug besitzt, folgte rasch die Entdeckung weiterer Beispiele dieses Vorgangs bei anderen Thallophyten. Von besonderer Bedeutung war die Auffindung der Schwärmsporenpaarung durch Pringsheim[1]), als einfachster Form der geschlechtlichen Fortpflanzung. Seither ist es einer der elementaren Lehrsätze bei Besprechung der geschlechtlichen Fortpflanzung geworden, dass wir bei den „Algen“ in mehreren Gruppen die Sexualzellen in eine Reihe anordnen können, welche beginnt mit der Copulation gleichgestalteter Gameten, und zwar von Planogameten, und endigt in „oogamer“ Befruchtung, wobei die eine Schwärmspore grösser als die andere und unbeweglich geworden ist.[2]) Auf die Zwischenstufen zwischen den Endgliedern der Reihe braucht hier nicht hingewiesen zu werden, ebensowenig darauf, dass die Archegoniaten sich derselben unmittelbar anschliessen. Die Frage, die hier erörtert werden soll, ist vielmehr die, wie weit die Organe, in denen die Sexualzellen gebildet werden, in Entwickelung und innerem Bau untereinander übereinstimmen, auch in den Fällen, in welchen die Sexualzellen verschieden sind. Ein Antheridium einer Characee ist ein von den Oogonien äusserlich ausserordentlich verschiedenes Gebilde. Dasselbe gilt von den Antheridien und Archegonien der Archegoniaten. Trotzdem ist die Annahme, dass diese Organe, ähnlich etwa wie die Mikro- und Makrosporangien der Pteridophyten, sich von einer ursprünglich

1) Pringsheim, Ueber Paarung von Schwärmsporen, die morphologische Grundform der Zeugung im Pflanzenreich. Monatsber. der Berliner Akademie 1869, Gesammelte Abhandlungen pag. 85 ff.

2) Dass auch die männliche Sexualzelle dem undifferenzirten Ausgangsstadium gegenüber Veränderungen erfahren hat, ist bekannt. Vgl. z. B. betr. Volvox die Bemerkung in Goebel, Organographie pag. 24.

gleichen Grundform aus weiter entwickelt haben, eine naheliegende. Sie gewinnt eine Stütze namentlich auch dadurch, dass die Homologie zwischen männlichen und weiblichen Sexualorganen um so klarer hervortritt, je tiefer wir in der Stufenleiter des Systems hinabsteigen.

Ich habe diese Frage schon vor einer Reihe von Jahren erörtert.[1]) „Es lässt sich bezüglich der Entwickelung der Antheridien und Oogonien der besprochenen Algen eine Homologie der Entwickelung unschwer constatiren, die aber meist dadurch verdeckt wird, dass in den Antheridien Theilungen stattfinden, die in den Oogonien unterbleiben.“ Es wurde dies am Beispiel von Oedogonium und Cutleria ausgeführt und nachgewiesen, dass ganz Analoges auch für Fucus gilt, obwohl hier Antheridien und Oogonien sehr beträchtlich von einander abweichen. Es zeigte sich nämlich — was auch spätere Autoren bestätigt haben —, dass in den Antheridien die Spermatozoen ebenso durch eine wiederholte Zweitheilung des Kernes entstehen, wie die Eizellen im Oogonium. Es darf wohl als ein Beleg für die Richtigkeit der damals vertretenen Anschaungen betrachtet werden, dass ein Fall, der nach den seinerzeit vorliegenden Angaben ihnen zu widersprechen schien, bei genauerer Untersuchung sich vielmehr als Stütze derselben erwies. Die Angaben von Pringsheim über den Ursprung der Antheridien von Coleochaete pulvinata wiesen denselben eine andere Entstehung zu, als den Oogonien. Während die letzteren aus den Endzellen der den Thallus zusammensetzenden Fäden entspringen, erschienen die Antheridien als seitliche Aussprossungen. In der Besprechung dieser Angaben wurde hervorgehoben (a. a. O. pag. 417), dass auch bei den Antheridien die Möglichkeit vorliegen würde, sie als umgebildete Endzellen von Thallusästen zu betrachten, wenn ihre Entstehung eine andere wäre als die von Pringsheim angenommene. Die Untersuchungen von Oltmanns[2]) haben gezeigt, dass dem in der That so ist, dass also die damals als möglich hingestellte Homologie wirklich vorhanden ist. Es ist wohl anzunehmen, dass auch bei Coleochaete scutata die Antheridien nicht aus alten Thalluszellen entstehen (wie Pringsheim annahm), sondern aus Endzellen von Zellreihen, die von anderen umwachsen dann als innere Zellen erscheinen.

---

1) Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane 1883. In Schenk, Handbuch der Botanik pag. 413 ff.

2) Oltmanns, Die Entwickelung der Sexualorgane bei Coleochaete pulvinata. Flora 83. Bd. (1898) pag. 8.

Dass übrigens die Stellung der männlichen Organe bei Thallophyten eine etwas andere ist, als die der weiblichen, ist ein nicht seltener Fall. Ein einfaches Beispiel bietet Batrachospermum. Die Carpogonien sind hier terminal an den Seitenästen der Pflanze, ebenso die „Spermatangien“[1]), nur schliessen letztere Aeste höherer Ordnung ab. Es sieht wegen ihrer zuweilen rasch hinter einander auftretenden Bildung auch hier nicht selten so aus, als ob sie an Trägerzellen seitlich hervorsprossen würden, indes stellen sie offenbar überall die Enden von (oft ganz reducirten) Aesten dar und stimmen also — von der Sprossordnung abgesehen — mit den Carpogonien überein. Ebenso ist es bei Fucus, wo die Oogonien terminal, die Antheridien seitlich an den aus der Innenseite der Conceptakeln entspringenden Zellfäden entstehen, mutatis mutandis auch bei Chara. Mir scheint, dass für manche dieser Fälle biologisch derselbe Gesichtspunkt in Betracht kommt, den ich für die verschiedene Vertheilung von männlichen und weiblichen Blüthen bei manchen diklinen Holzpflanzen geltend zu machen gesucht habe. (Organographie der Pflanzen pag. 654.) Es wurde dort hervorgehoben, dass, wo männliche und weibliche Blüthen verschiedene Stellung haben (z. B. die weiblichen Blüthen von Pinus normal an Stelle der Langtriebe, die männlichen an Stelle der Kurztriebe), dies teleologisch dadurch verständlich sei, dass die weiblichen Blüthen in der Sprossregion auftreten, welche auch sonst die geförderte, d. h. die besser ernährte ist. Indem ich betreffs anderer Holzpflanzen auf die a. a. O. angeführten Beispiele verweise, sei nur auf das ganz analoge Verhalten der Antheridien und Archegonien an Farnprothallien hingewiesen. Die Antheridien können bei den Polypodiaceen z. B. so ziemlich überall auftreten, die Archegonien sind auf das Gewebepolster beschränkt, das sich auf der Prothalliumunterseite findet. Die Zweckmässigkeit dieser Erscheinung leuchtet ohne Weiteres ein, die causale Verknüpfung werden wir zunächst nur ganz allgemein darin erblicken können, dass für die Hervorbringung der weiblichen Sexualorgane in diesen Fällen „bessere Ernährung“ nothwendig ist (oder ihrer Anlegung eine längere Reihe

---

1) Dieser Ausdruck wird neuerdings für die Bildungsstätten der Spermatien gebraucht, die früher theilweise als Antheridien bezeichnet wurden (so z. B. von Solms-Laubach, Ueber die Fruchtentwickelung von Batrachospermum, Bot. Ztg. 1867 pag. 161 ff); als Antheridien werden dann Gruppen von Spermatangien benannt. Ich muss gestehen, dass ich die alte Bezeichnung für die zweckmässigere halte und vorziehen würde, von Antheridien und Antheridienständen zu reden. Indes ist dies Sache der Algologen.

von Umsetzungen vorhergehen muss), als für die der männlichen, eine Bezeichnung, der man vorwerfen kann, sie sei eine vage, die aber doch nicht ohne Bedeutung ist. Dass teleologisch auch noch andere Beziehungen für die verschiedene Stellung der beiden Sexualorgane in Betracht kommen können, ist übrigens zweifellos. Bei Chara und Nitella z. B. finden wir die Oogonien so angebracht, dass sie zwischen dem Blatt und der Sprossachse in geschützter Stellung ihre Sporen heranreifen können. Im Uebrigen sollen die verschiedenen Stellungsverhältnisse der Sexualorgane im Folgenden nicht oder nur beiläufig berührt werden; nur die Uebereinstimmung im Aufbau der Organe selbst sei näher untersucht. Der Nachweis einer solchen Uebereinstimmung wird, wie schon oben erwähnt, um so schwieriger, je höher wir im System hinaufgehen. Dass die Frage, wie weit die Homologie geht, aber auch hier keine unfruchtbare ist, möchte ich in den folgenden Ausführungen nachweisen. Sie sollen zeigen, dass zu dem schon früher hervorgehobenen Vorgang (Unterbleiben von Theilungen in den weiblichen Organen, welche in den männlichen auftreten) bei manchen Pflanzen noch zwei weitere kommen: Sterilwerden bestimmter Zellen in den weiblichen Organen, die sich in den männlichen weiter entwickeln, und in Verbindung damit eine Verschiebung der Zellenanordnung, welche die ursprüngliche Uebereinstimmung verdeckt.

1. Characeen.

Bei der Beurtheilung der Verwandtschaftsverhältnisse der Characeen lassen sich zwei Strömungen unterscheiden: die eine sucht sie nach oben — zu den Archegoniaten hin — zu ziehen, die andere nach unten zu den Algen. Die Litteratur hierüber anzuführen ist kaum nothwendig, es genüge, daran zu erinnern, dass Hofmeister[1]) die Eiknospen der Charen direct als „Archegonien" bezeichnete; betreffs der Antheridien sagt er (a. a. O. pag. 8 Anm. 1): „Eine bemerkenswerthe Analogie mit den Charen zeigt das in Bezug auf seine Vegetationsorgane niederste Moos (Anthoceros) darin, dass seine Antheridien, denen der Charen gleich, durch Auswachsen der Wandzellen eines Intercellularraums angelegt werden (die bekannten rothen Kugeln der Charen sind selbstverständlich als Antheridienstände zu betrachten. Im Mittelpunkt der bis dahin gleichwerthigen, kugeligen Zellmasse bildet sich ein Hohlraum, in den hinein die Antheridien sich ent-

1) Ueber die Stellung der Moose im System. Flora. 1852 pag. 1 ff.

wickeln)." Die Charen erscheinen nach dieser Auffassung als eine Fortsetzung der Bryophytenreihe nach unten hin.

Die Hofmeister'sche Auffassung hat durch spätere Untersuchungen keine Stütze gefunden. Erst in neuerer Zeit versuchte Götz[1]) durch Verfolgung der Entwickelungsgeschichte „eine auffallende Aehnlichkeit in mancher Hinsicht zwischen der Entwickelung der Oogonien der Charen und derjenigen der Laubmoosarchegonien" (z. B. Andreaea) nachzuweisen. Die bekannten, unten näherzu besprechenden „Wendungszellen" im Oogonium (Fig. 1) fasst er auf als die reducirte Wandung eines Archegoniums. Leider hat der Autor aber nicht, wie man erwarten konnte, den Vergleich wirklich durchgeführt. Soll eine Aehnlichkeit vorhanden sein, so darf sie sich nicht gründen auf einen äusserlich ähnlichen Eindruck, es fragt sich vielmehr, wie weit die im Archegonium vorhandenen gesetzmässigen Theilungsfolgen auch im Characeen-Oogonium sich nachweisen lassen. Gehen wir zunächst von dem von Götz gegebenen Schema (Fig. 2,I) aus. Die aus der „Knotenzelle" (*Kn*) der Eiknospe entspringenden Hüllschläuche (*H*) kommen für uns weiter

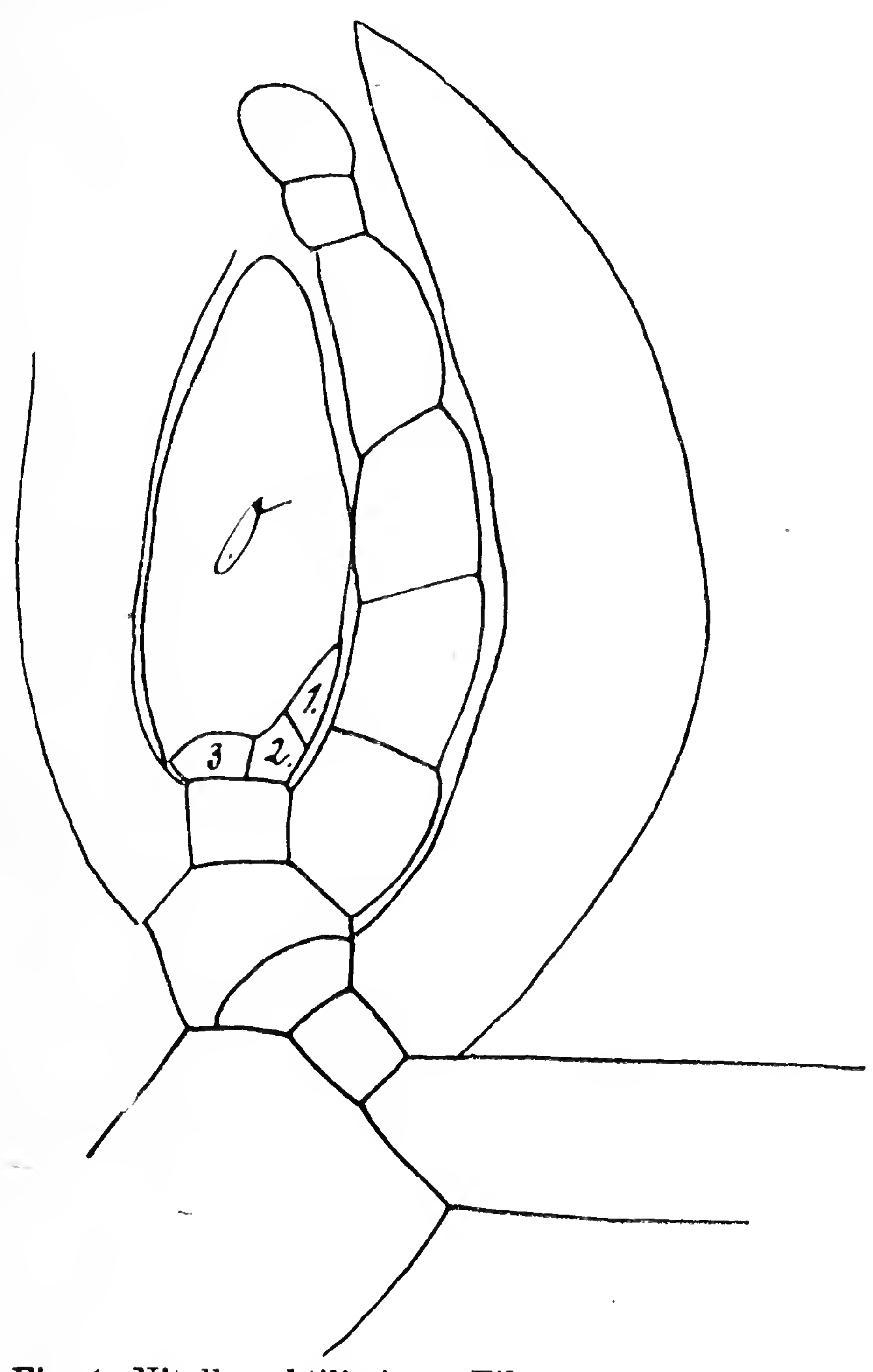


Fig. 1. Nitella subtilissima. Eiknospe und Umgebung im optischen Längsschnitt. 1, 2, 3 die drei sterilen „Wendungszellen", *O* die fertile (zur Eibildung benützte) (stark vergr). Die Hüllschläuche liegen unten dem Oogon eigentlich dicht an.

1) Götz, Ueber die Entwickelung der Eiknospe bei den Characeen. Bot. Ztg. 1899 pag. 1.

nicht in Betracht. Vielmehr handelt es sich um die Theilungen in der Endzelle, die zum Oogonium wird. Nach Götz geht ihre Entwickelung folgermaassen vor sich.

„Die erst freie, späterhin jedoch von einer Hülle umschlossene centrale Scheitelzelle, A. Braun's primäre Kernzelle, gliedert zunächst an ihrer Spitze, wie Fig. 1 [1]) zeigt, eine flache, halblinsenförmige, kleinere Zelle ab (W_1), die jedoch durch das Wachsthum der unteren Zelle bald auf die Seite gerückt wird [Fig. 2 u. 3] [2]). Die untere Zelle, von A. Braun secundäre Kernzelle genannt, schneidet durch eine zweite, verticale, nach hinten liegende Wand eine zweite Zelle ab (W_2) und wird zur tertiären Kernzelle. Letztere theilt sich dann nochmals durch eine wie im ersten Falle horizontale Wand, wodurch an der Basis die dritte Zelle (W_3) entsteht. Die so entstandene quaternäre Kernzelle wird zur eigentlichen Eizelle (*e*), die drei abgeschnittenen Zellen sind die Wendungszellen A. Braun's.“ Weiterhin hebt Götz hervor, die erste bei der Theilung der Endzelle der Eiknospe auftretende Wand habe eine horizontale, die zweite eine vertikale, die dritte wiederum eine horizontale Lage.

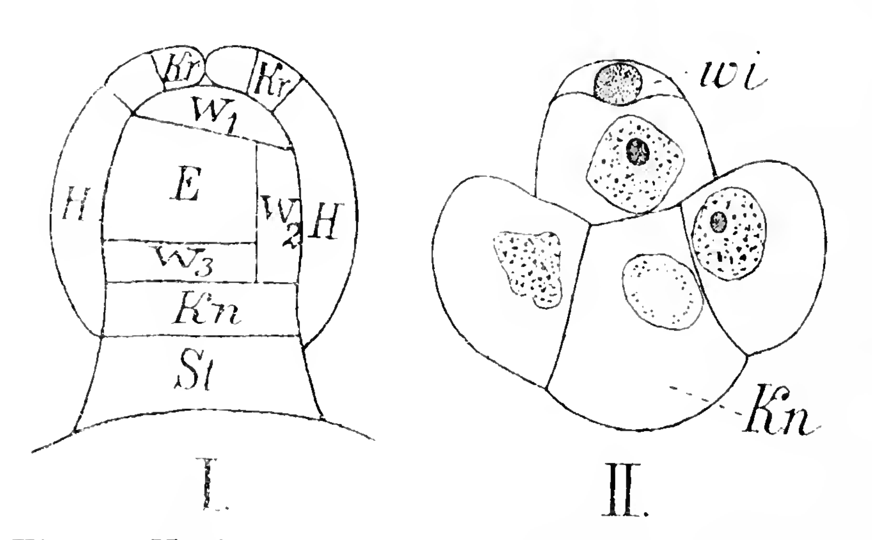


Fig. 2. (Nach Götz.) I. Angebliches Schema für die Theilungen im jungen Oogonium. *H* Hüllschläuche, *Kn* Knotenzelle, W_1, W_2, W_3 sterile („Wendungs“)-Zellen, *Kr* Krönchen. II. Junges Oogon schief von unten. *wi* (statt W_1) erste Wendungszelle.

Setzen wir zunächst voraus, diese Angaben seien thatsächlich richtig, und fragen wir uns, ob die Theilungsfolgen und -Richtungen mit den in der Archegoniumanlage der Moose auftretenden übereinstimmen, so ergibt sich sofort, dass die von Götz angenommene „auffallende Aehnlichkeit“ nicht vorhanden ist. Die Mutterzelle eines Moosarchegoniums theilt sich nicht durch eine a) horizontale, b) verticale, c) horizontale Theilungswand; es treten vielmehr hinter einander drei verticale Theilungswände auf, die eine centrale von drei peripherischen Zellen trennen; erst in der inneren Zelle bildet sich eine

1) In unserer Fig. 2, II kopirt.

2) Der Tafel I a. a. O.

horizontale Wand.[1]) Die Angaben von Götz über die Entstehung der Wendungszellen (welche sich übrigens, wie unten gezeigt werden soll, ganz an die von A. Braun anschliessen) rechtfertigen also den von ihm gezogenen Schluss in keiner Weise[2]), zudem entsprechen aber auch seine thatsächlichen Angaben nicht meinen Befunden.

Vor Allem sei aber darauf hingewiesen, dass der — dem Wunsche phylogenetische Anknüpfungspunkte zu finden entsprungenen — Neigung, die Organbildung von Pflanzen, die verschiedenen Gruppen angehören, in Parallele zu setzen, stets mit grosser Vorsicht wird begegnet werden müssen. Zunächst handelt es sich doch immer darum, innerhalb einer Gruppe die Organbildung zu vergleichen. Auch die Characeen wurden von diesem Gesichtspunkt aus a. a. O.[3]) besprochen. Nach den damals vorliegenden Angaben schien es, dass die Einzelentwickelung der Antheridien und der Oogonien hier eine durchaus verschiedene sei; die Darstellung beschränkte sich deshalb darauf, hervorzuheben, dass die Stellungsverhältnisse von Oogonien und Antheridien nicht (wie dies geschehen war) dazu berechtigen, ihnen einen verschiedenen „morphologischen Werth" zuzuschreiben. Im 88. Bande dieser Zeitschrift hat nun Ernst eine interessante Abhandlung veröffentlicht, welche darauf hinweist, dass die Homologie zwischen Antheridium und Oogonium doch vielleicht weiter geht, als man früher annahm. Er fand merkwürdige Mittelbildungen zwischen Antheridien und Eiknospen und verfolgte auch die Entwickelung der letzteren. Da seine Befunde aber von denen von Götz abweichen und Ernst auf diese Abweichungen (welche für die Deutung der Oogonien von ausschlaggebender Bedeutung sind) nicht näher eingeht, so schien es mir erwünscht, die Entwickelung der Oogonien nachzuprüfen und der Frage nach der Homologie zwischen Oogonien- und Antheridienentwickelung nach 20jähriger Pause wieder näher zu treten. Als Material wurde eine der kleinsten Nitellen, die in Westaustralien von mir gesammelte Nitella subtilissima, benützt.

Ehe ich indes auf meine eigenen Befunde eingehe, möchte ich die Angaben desjenigen Forschers anführen, von welchem der Namen

1) Vgl. das Schema Fig. 9, III.

2) Es gilt vielmehr auch für diesen Versuch das, was de Bary (Bot. Ztg. 1881 pag. 11) früher gesagt hatte: „Was man in dieser Beziehung für ihren Anschluss an die Bryophyten vorgebracht hat, ist doch im Grunde Alles bei den Haaren herbeigezogen und verfehlt. Die einzige wirkliche Uebereinstimmung mit den Moosen liegt in Gestalt und Bau der fertig entwickelten Samenfäden."

3) Vgl. Entwickelungsgeschichte pag. 418.

„Wendungszellen“ stammt, zumal es wohl meist in Vergessenheit gerathen ist, wie diese sonderbare Bezeichnung entstanden ist. A. Braun führt in seiner bekannten Abhandlung „Ueber die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen“ [1]) an, dass C. Müller zuerst an der Basis des Oogoniums eine Zelle (die in Fig. 1 mit 3 bezeichnete) bemerkte, und dass Naegeli 1848 A. Braun auf das Vorhandensein zweier weiterer, im Innern der Sporenhülle befindlicher Zellen aufmerksam gemacht habe. Die Entstehung dieser Zellen schildert er folgendermaassen: „Noch ehe die drei Hüllblätter (der Sporenknospe) ihre Gliederung erhalten und über dem Kern des Sporenknöspchens sich zusammenschliessen, geht in der urspünglich einfachen, fast kugelförmigen Zelle desselben folgender eigenthümliche Theilungsprozess vor sich. Die genannte Zelle (ich will sie um die Vorgänge bestimmter bezeichnen zu können die primäre Kernzelle nennen) theilt sich durch eine fast horizontale, sehr bald aber durch das ungleiche Wachsthum der beiden Seiten des Kerns schief nach hinten geneigte Wand in zwei sehr ungleiche Zellen, von welchen die obere ein sehr flaches, halblinsenförmiges Kugelsegment vorstellt, ... sie hat kaum ein Wachsthum, weshalb sie später der heranwachsenden Hauptzelle des Kerns gegenüber verschwindend klein erscheint. Sie ist somit eine Zelle, die nur angelegt zu werden scheint, um das Wachsthum nach dieser Seite hin definitiv abzuschliessen und, wie die folgende Theilung zeigt, einer anderen Seite zuzuwenden. Ich will sie daher die erste Wendungszelle nennen. Die primäre Kernzelle wird nach Ablegung dieses ersten Segmentes zur secundären Kernzelle, welche nun nach einer anderen Seite hin, nämlich der hinteren, denselben Process wiederholt, indem sie sich in zwei sehr ungleiche Zellen theilt, die tertiäre Kernzelle und die zweite Wendungszelle, welche als sehr flaches Kugelsegment von der Hinterseite der grossen Kernzelle gleichsam abgeschnitten wird. Da sie nach oben an die ersten Wendezelle, nach unten an die Knotenzelle des Hüllquirls stösst, so erscheint sie als eine Halblinse mit nach oben und unten abgestutztem Rand. . . . Die Bildungsfähigkeit des Kerns wendet sich nun, im Kreise fortschreitend, wieder um einen Quadranten weiter, indem sich die tertiäre Kernzelle von Neuem theilt in eine quaternäre Kernzelle und eine dritte Wendungszelle, welche von der Basis der tertiären Kernzelle abgeschnitten wird. Sie stellt daher eine wagrechte, dünne, kreisförmige Scheibe dar, welche auf

1) II. Theil, Monatsber. der Berliner Akademie 1853 pag. 77.

der Seite, mit welcher sie an die zweite (senkrechte) Wendezelle stösst, abgekürzt ist. . . ."

Die „Wendungszellen" sind später von Sachs zuerst bei Nitella richtig abgebildet worden. Götz gibt der Braun'schen Darstellung gegenüber nichts Neues an, er hat den Verlauf der Wände nicht genauer verfolgt, glaubt aber Braun's Angabe, dass zunächst eine horizontale Wand entstehe, durch Mikrotomschnitte stützen zu können. Seine Fig. 1 auf Tafel I, welche ich in Fig. 2, II reproducire, ist aber meiner Ansicht nach nicht (wie der Autor offenbar annimmt) ein Längsschnitt durch eine junge Eiknospe. Wäre dies der Fall, so müsste die Zelle, die ich in Götz' Figur (s. oben Fig. 2, II) mit *Kn* bezeichnet habe, eine „Knotenzelle" sein. Dass sie das nicht ist, geht schon aus ihrer bedeutenden Grösse und ihrer starken Wölbung nach unten hervor. Sie ist vielmehr nichts als ein schief durchschnittener Hüllschlauch, wie die beiden anderen Zellen. Die „primäre Kernzelle" ist demgemäss gleichfalls nicht längs, sondern schief quer getroffen.

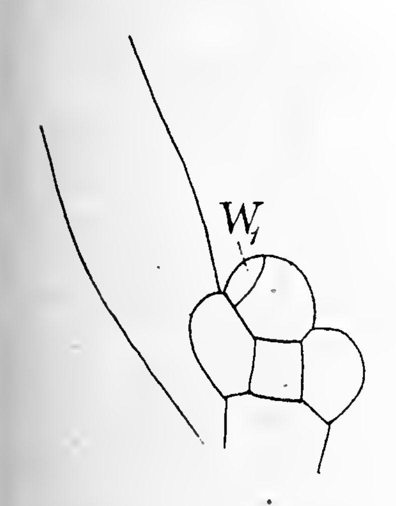


Fig. 3. Nitella subtilissima. Junges Oogon im optischen Längsschnitt. W_1 die erste Wendezelle.

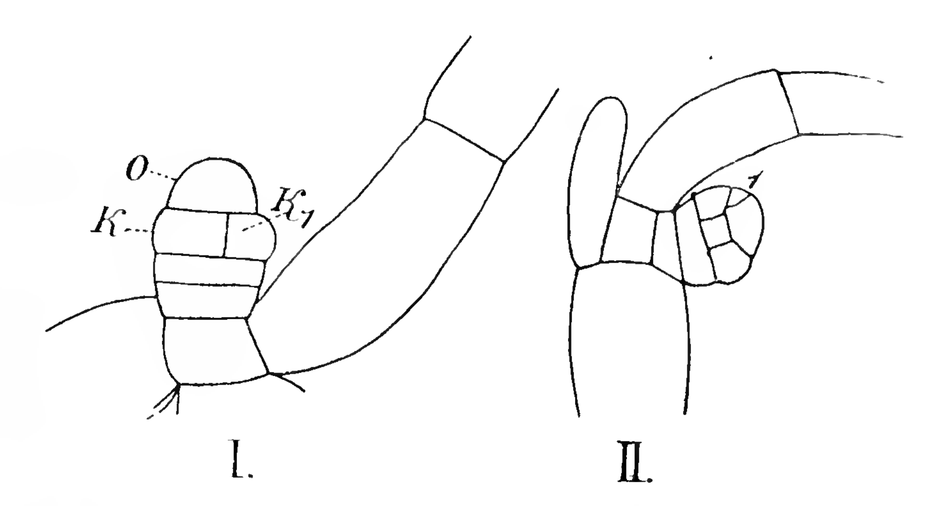


Fig. 4. Nitella subtilissima. I. Junge Eiknospe im Längsschnitt. *O* Mutterzelle des Oogons im opt. Längsschnitt, aus der Knotenzelle *K* entwickelt sich der erste Hüllschlauch auf der dem Endblättchen zugekehrten Seite K_1. II. Schema für den Ansatz der ersten Wendungszelle (1).

Die erste Wand habe ich, im Widerspruch zu den Angaben von A. Braun und Götz nie als eine Querwand angetroffen, sondern stets als eine Längswand (Fig. 3 W_1), allerdings als eine schief zur Längsachse der primären Kernzelle verlaufende. Dies hängt damit zusammen, dass wir eine Theilung in sehr ungleiche Hälften vor uns haben. Die Antheridiummutterzelle dagegen theilt sich durch eine Längswand in zwei gleiche Zellen, die annähernd halbkugelig sind, dieser folgt eine zweite, auf ihre rechtwinklige, darauf eine Querwand. Wir wollen die erste Längswand die Halbirungs-, die zweite die Quadranten-, die

dritte die Octantenwand nennen. Im Oogonium haben wir eine ungleiche Theilung. Die Halbirungswand, welche die erste Wendungszelle abschneidet, setzt sich meist uhrglasförmig scheinbar an die Aussenseite der primären Kernzelle an (Fig. 3), erreicht also die Basalwand derselben scheinbar gewöhnlich nicht; gelegentlich ist es der Fall. In Wirklichkeit aber setzt sich die erste Wand der Basalwand der Oogoniumzelle fast stets an (vgl. das Schema Fig. 4, II). Dass es anders aussieht, rührt daher, dass diese, die ursprünglich flach ist (Fig. 4, I), nach Auftreten der zur Bildung der Hüllschläuche führenden Theilungen in der Knotenzelle eine Brechung erfährt (Fig. 4, II),

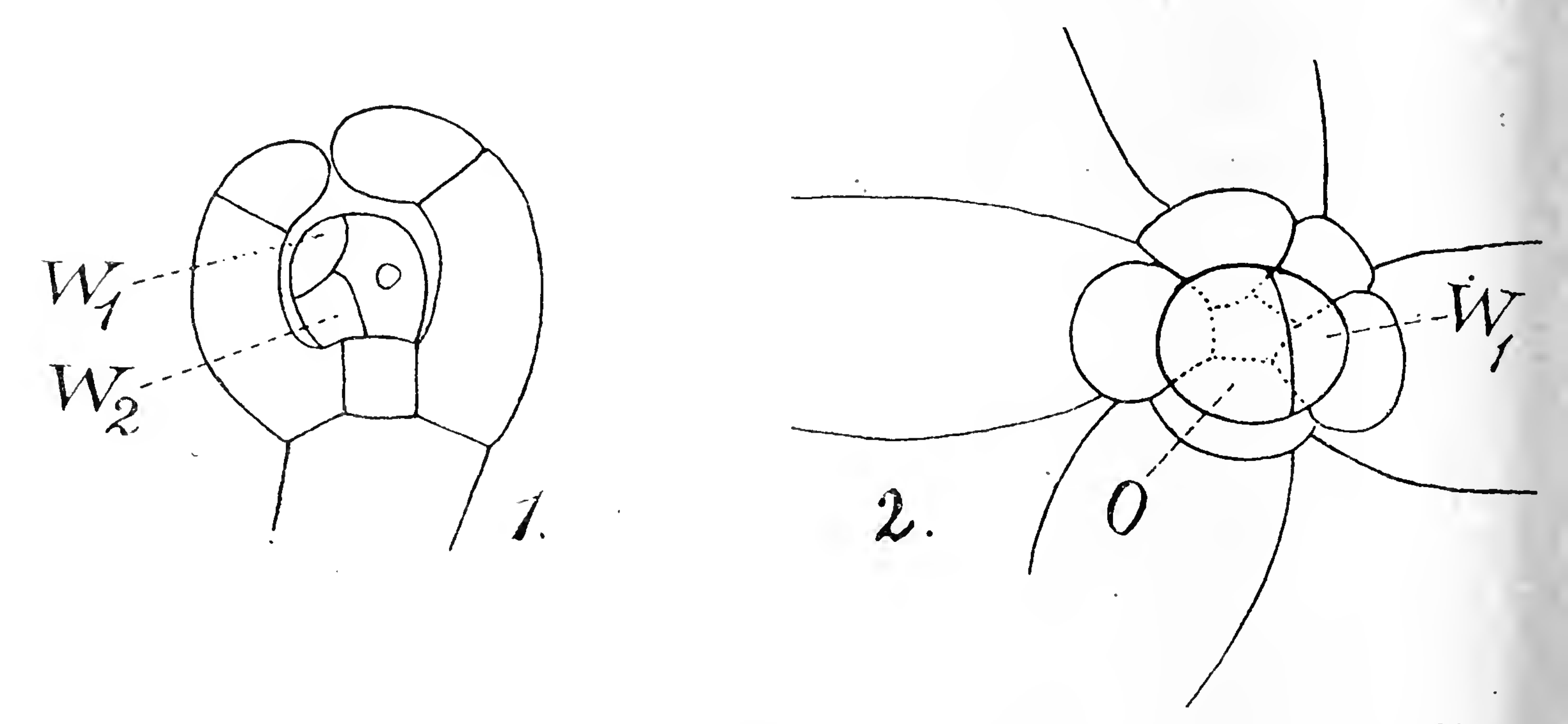


Fig. 5. Nitella subtilissima. 1. Junge Eiknospe im optischen Längsschnitt. 2. Eine andere von oben gesehen. W_1, W_2 sterile Zellen, O fertiles Octant.

so dass nur noch der mittlere Theil der ursprünglichen Basalwand als Querwand erscheint, die Seitentheile scheinen der Längswand anzugehören. Daher rührt es auch, dass die Hüllschläuche unten mit dem Oogonium „congenital" zusammenhängen, was auf einigen der hier reproducirten Figuren (z. B. Fig. 1, Fig. 5, I) absichtlich ausser Acht gelassen wurde. Von den Götz'schen Figuren (Tafel I) zeigen dies (abgesehen von der sicher irrthümlich gedeuteten Fig. 1) auch alle ausser Fig. 2.[1]) Es unterliegt für mich keinem Zweifel, dass die erste „Wendungszelle" (W_1 Fig. 3) einer frühzeitig in der Entwickelung zurückbleibenden Längshälfte des Anthe-

1) Ernst (a. a. O. pag. 5) sagt nur: „Zunächst wird an der Spitze der Scheitelzelle . . . eine kleine, flache Zelle abgegliedert, deren Wand gegen die Sprossseite hin geneigt ist."

ridiums entspricht, welche von vornherein kleiner angelegt wird als die andere.

Wie schon Braun fand, entwickelt sich von den beiden ungleichen Hälften nur die grössere weiter. Was bedeutet nun die Wand, welche die zweite Wendungszelle abschneidet? Ihr Verlauf ist nicht leicht zu verfolgen, weil auch sie von vornherein „verschoben" ist. Sie setzt sich einerseits der Wand der ersten Wendungszelle, andererseits der Basalwand der primären Kernzelle an. Aber wie? Nach der Ansicht von A. Braun und Götz müsste ein Querschnitt durch den unteren Theil der Knospenzelle, welcher die beiden Wendezellen trifft, etwa die in Fig. 6, II angegebene Form haben: Die Wand $a\ a_1$, welche die Wendungszelle 2 abschneidet, würde unten an zwei Stellen die Aussenwand der primären Kernzelle so schneiden, dass ihr Ansatz an die Basalwand dem Ansatz der ersten Wendungszelle gleichsinnig

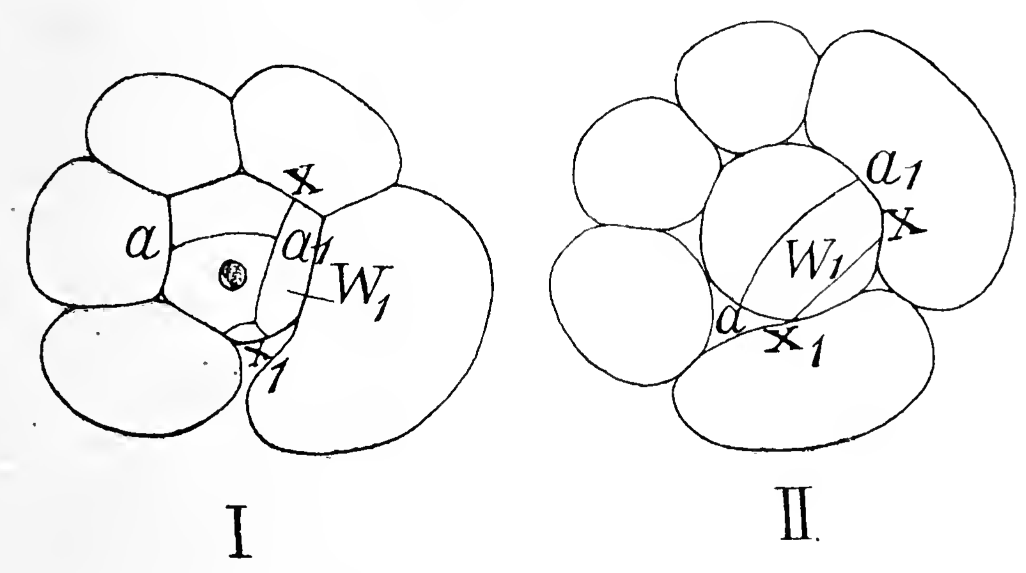


Fig. 6. I. Nitella gracilis. Querschnitt durch den basalen Theil einer Eiknospe. Aussen die fünf quergetroffenen Hüllschläuche, $X\ X_1$ die Wand, welche die erste sterile Zelle (W_1) abschneidet, $a\ a_1$ die zweite Wand, diese ist oben quer abgeschnitten, man sieht sie von oben — ihr Ansatz bei a deutlich. II. Schema für den Ansatz von $a\ a_1$, wie er nach A. Braun (und Götz) sein müsste.

gerichtet ist. Nach meinen Wahrnehmungen ist dies aber nicht der Fall. Es ist vielleicht am einfachsten, von Fig. 7 auszugehen. Diese zeigt in schematischer und etwas übertriebener Weise, dass die Wand 2 seitlich schief zur Längsachse des Oogons verläuft, nicht in der durch Punktirung angedeuteten der Fig. 6, II entsprechenden Lage. Sie schneidet die Wand 1 annähernd rechtwinklig, aber nur auf einer kurzen Strecke. Sie hat also nicht die von A. Braun und Götz angenommene Form, verläuft auch nicht, wie Ernst annimmt, vertical, sondern setzt sich rechtwinklig an einerseits der Innenwand der ersten Wendungszelle, andererseits der Basal- und Aussenwand. Es war mir von Werth, die an

durchsichtig gemachten Oogonien gemachten Beobachtungen, welche ohne Rollung der Oogonien doch kein ganz sicheres Bild geben, an einem Mikrotom**quer**schnitt durch die Basis eines Oogons controlliren zu können. Herr Prof. Giesenhagen hatte die Freundlichkeit, seine zahlreichen Mikrotomschnitte von Characeen auf die in Rede stehende Frage hin zu durchmustern; es fanden sich in der That Präparate von Nitella gracilis, welche meine Annahme bestätigen. In Fig. 6, I ist ein solcher Schnitt (nach einer Zeichnung von Giesenhagen) abgebildet. Man sieht die Wand $a\ a_1$ von oben. Sie setzt sich annähernd rechtwinklig der Wand $X\ X_1$ an, welche die Wendungszelle 1 abschnitt, und trifft die Aussenwand nur an einer Stelle.[1]) Es fragt sich nun, welcher der Theilungswände im jungen Antheridium diese zweite Theilung im Oogon gleichgesetzt werden kann. Die meiste Uebereinstimmung ergibt sich, wenn man sie als „Quadrantenwand" betrachtet, welche in der Antheridiummutterzelle rechtwinklig auf der ersten Längswand die beiden Halbkugeln in Quadranten theilt. Hier im Oogonium theilt sich nur die eine Hälfte und diese sehr ungleich. Dementsprechend hat auch hier die Lage der Theilungswand eine Verschiebung erfahren: sie setzt sich der ersten Längswand nur auf einem kurzen Stück an und bleibt in der Basis des Oogons, statt dessen Scheitel zu erreichen.[2]) Die dritte Wendungszelle ist am leichtesten zu deuten. Nehmen wir an, dass die zweite Theilung eine Quadrantentheilung war, so ist die dritte Wand eine zweifellose Querwand, die die grössere Quadrantenzelle in zwei (sehr ungleiche) Oktanten theilt, also die Oktantenwand. So können wir also jetzt sagen: Die

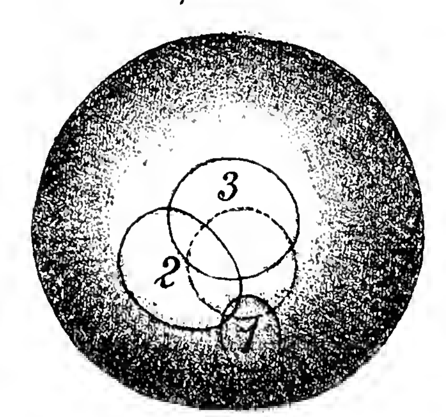


Fig. 7. Schematische Darstellung der Anordnung der Wendungszellen in einem Nitella-Oogonium. Die Hüllschläuche sind weggelassen, das Oogonium ist von unten gesehen gedacht.

1) Da diese Wand schräg geneigt ist, ist sie auf dem Schnitte zweimal getroffen, daher der kleine Zwickel bei X_1.

2) Zugleich erklärt auch der oben geschilderte Verlauf dieser Wand, warum man sie bei gewisser Lage des Oogoniums so sieht, als ob sie an dessen basale Wand sich nur in einer Ecke ansetzen würde (vgl. Fig. 8, III und die Sachs'sche Figur [Fig. 40 D in Goebel, Grundzüge] von Nitella flexilis). Nach der Braun-Götz'schen Auffassung müsste diese Zeichnung unrichtig sein, sie ist es aber nicht. Wohl aber ist die in der genannten Abbildung in Fig. B gezeichnete Wendungszelle nicht, wie Sachs annahm, die erste, sondern die (bei dieser Lage allein sichtbare) dritte. In Fig. C sind nur die zweite und dritte, nicht die erste sichtbar.

Wendungszellen entsprechen den Theilungen im Antheridium, nur dass dabei stets eine Hälfte verkümmert. Wir haben zunächst zwei Längstheilungen, die rechtwinklig auf einander stehen, dann eine Quertheilung; die Eizelle entspricht einem Oktanten, und zwar dem vorderen oberen, des Antheridiums. Zugleich geht aus dem Gesagten hervor, dass nach der oben vertretenen Auffassung weder die von A. Braun angenommene „Wendung“ des Wachsthums vorkommt (thatsächlich spricht sich schon bei der Anlegung der Wände die ungleichmässige Wachsthumsvertheilung aus), noch eine „im Kreise fortschreitende“ Bildungsthätigkeit. Der Namen „Wendungszellen“ ist einer nicht haltbaren Vorstellung entsprungen und würde besser durch „sterile Zellen“ ersetzt. Die Wendungszellen sind übrigens bei Nitella subtilissima auch am reifen Oogonium noch deutlich wahrnehmbar, während sie bei N. syncarpa nach Ernst durch die Vergrösserung der Eizelle zusammengepresst werden und verschwinden.

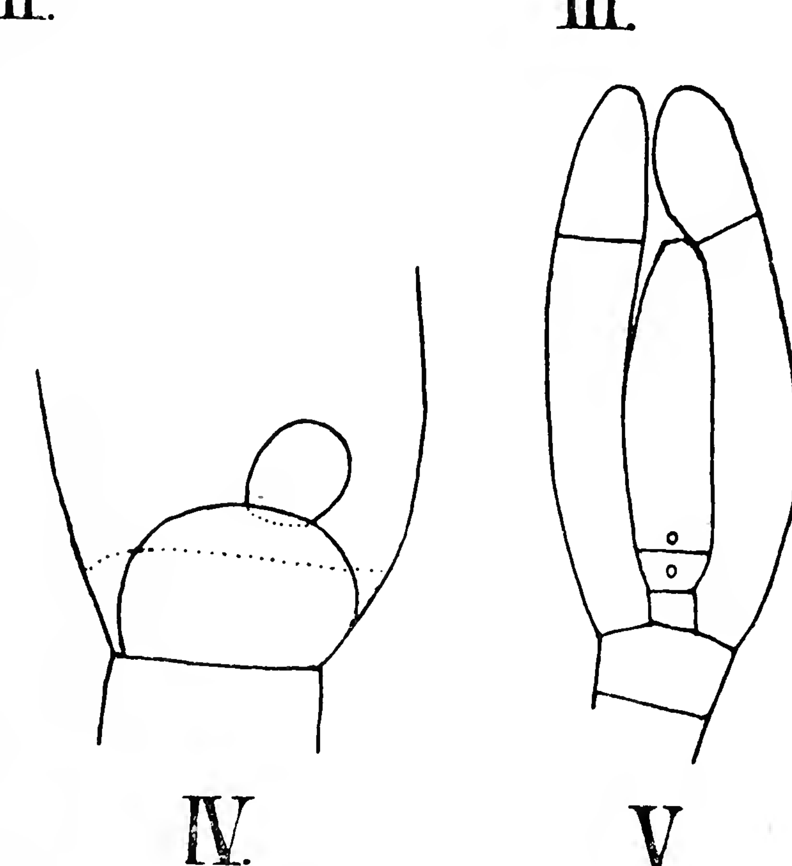


Fig. 8. Nitella subtilissima. II. Oogon, in welchem die zweite Wendungszelle (durch die Wand a a_1 abgegrenzt) in abnormer Grösse und Lage gebildet ist. III. Normales Oogon in anderer Lage. IV. Basis eines Oogons, die zwei ersten Wendungszellen von der Fläche gesehen. V. Chara australis. Junges Oogon im opt. Längsschnitt.

Gegen die soeben gegebene Deutung lassen sich verschiedene Einwände erheben. Vor Allem fragt es sich, ob die Wand, welche die zweite Wendungszelle abschneidet, stets den angegebenen Verlauf hat. Schwankungen kommen zweifellos vor, was ja bei rückgebildeten

Organen nicht selten ist. So ist in Fig. 8, II ein Fall abgebildet, in welchem die Wand a a_1 schief-quer zur Oogoniumlängsachse gerichtet ist. In diesem Falle kann sie nicht als Oktantenwand bezeichnet werden, sondern entspricht einer Quadrantenwand. Auch im Antheridium würde eine ausgedehntere Beobachtungsreihe wohl zeigen, dass die Reihenfolge der ersten drei Wände keine ganz constante ist. Man könnte auch bei dem gewöhnlichen Verlauf der Theilung die zweite Theilung als eine schief nach unten verschobene Quertheilung betrachten. Der Grundgedanke meiner Auffassung würde dadurch nicht wesentlich geändert, nur würde die Uebereinstimmung mit den Antheridiumwänden eine weniger grosse sein.

Was die von Ernst beschriebenen Missbildungen anbelangt, so würden diese mehr zu der Auffassung der zweiten Wendungszelle als einer durch Quertheilung entstandenen passen. Die erste Wand ist hier stets deutlich eine Längswand, und zwar eine, die thatsächlich meist als Halbirungswand auftritt, wobei auch die normal verkümmernde Antheridienhälfte eine Weiterentwickelung zeigt. Es treten aber auch hier Schwankungen auf (vgl. z. B. Ernst's Figur Taf. II, 19), welche zeigen, dass hier wirklich etwas Anderes als das „Normale" eintritt; es ist keine quantitative, sondern eine qualitative Veränderung. Ich kann deshalb Ernst's Deutung bestimmter Zellen als Wendungszellen nicht überall für sichergestellt halten.

Eine weitgehende Uebereinstimmung in der Entwickelung von Antheridium und Oogonium in der normalen Entwickelung wird man schon deshalb nicht erwarten können, weil das Antheridium durch seinen complicirten Bau zeigt, dass es dem primitiven Verhalten gegenüber ein stark verändertes Gebilde ist. Da wir indes keinerlei Formen kennen, die wir als primitivere Vorläufer der Charen betrachten könnten, so würden phylogenetische Speculationen auf äusserst unsicherer Basis ruhen, aber die Annahme von Ernst (a. a. O. pag. 32), „dass die Wendezellen eben die Reste von vier oder acht Zellen sind, die in ihrer Entstehung und Anordnung mit den Octanten eines jungen Antheridiums übereinstimmen", scheint mir eine wohl begründete. Sie führt zu der weiteren Folgerung, dass ursprünglich im Characeen-Oogonium mehr als eine Eizelle erzeugt wurde. Ganz ähnliche Erscheinungen kennen wir ja auch bei anderen Thallophyten. Es sei erinnert an das von Oltmanns untersuchte Verhalten der Oogonien der Fucaceen. Während bei Fucus selbst der Oogoniuminhalt sich in acht Theile theilt, die sämmtlich zu Eizellen werden, sind deren bei Ascophyllum nodosum z. B. nur vier vorhanden. Die Entwickelungs-

geschichte zeigt aber, dass auch hier durch wiederholte Zweitheilung acht Kerne entstehen, die Centra von acht „potentiellen" Eizellen. Es gehen aber vier Zellkerne zu Grunde, ohne dass es zur Abgrenzung von sterilen Zellen im Oogonium käme. Bei anderen Gattungen geht die Reduction noch weiter.[1]) Uebrigens könnte man bei Nitella die von Götz angegebene (aber weiterer Aufklärung bedürftige) „Ausscheidung von Kernsubstanz" aus dem Kern der fertilen Zelle vielleicht als Andeutung einer weiteren Theilung des Octanten betrachten. Da es sich aber um einen nur ganz unvollständig bekannten Vorgang handelt, möchte ich darauf weiter kein Gewicht legen.

Die oben vorgenommene „Deutung" der sterilen („Wendungs"-) Zellen ist zunächst eine formale. Es ist mir aber[2]) sehr wahrscheinlich, dass diesen Zellen, die sich von der fertilen auch durch Chlorophyllmangel unterscheiden, eine functionelle Bedeutung zukommt. Es ist ja bekannt, welch grosse Mengen von Reservestoffen im Oogonium angehäuft werden. Wir dürfen mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass diese nur zum geringsten Theile das Produkt der eigenen Assimilationsthätigkeit des Oogoniums sein werden. Der grössere Theil wird von der übrigen Pflanze herstammen, die ja bei einer Anzahl von Characeen nach der Sporenbildung abstirbt. Die zugeführten Baustoffe werden aber (soweit sie nicht etwa durch die Hüllschläuche direct zugeleitet werden) die „Wendungszellen" zu passiren haben, die an der Basis des Oogoniums, zwischen diesem und der Knotenzelle sich befinden. Vielleicht gelingt es, die Rolle, welche diese Zellen dabei spielen, später festzustellen, sei es nun, dass es sich um Ausscheidung von Enzymen oder andere Vorgänge handelt. Wir würden die „Wendungszellen" dann physiologisch etwa vergleichen können den „Deckzellen", welche die grossen Eizellen der Gymnospermen umgeben und sicher bei deren Ernährung betheiligt sind. Und es wäre dann auch biologisch verständlich, dass bei Chara nur eine basale „Wendungszelle" sich vorfindet (vgl. Fig. 8, V), denn diese ist nach der oben ausgesprochenen Vermuthung eben die, welche functionell hauptsächlich in Betracht kommt. Dass die sie abtrennende Wand eine Quer-

1) Auch bei Samenpflanzen finden sich analoge Verhältnisse. So bei der Pollenbildung der Cyperaceen; bei Carex z. B. wird von den vier Kernen, in welche sich der Kern der Pollenmutterzelle getheilt hat, nur einer zur Pollenbildung verwendet, die drei anderen bleiben in einer Ecke der Pollenmutterzelle liegen und gehen zu Grunde. (Vgl. Juel in Jahrb. f. wiss. Botanik XXXV pag. 646 ff.; daselbst weitere Litteratur.)

2) Im Gegensatz zu der von Ernst geäusserten Ansicht, dass die Wendezellen ohne Zweifel nutzlos seien (a. a. O. pag. 29).

wand ist, hat auch in morphologischer Beziehung nichts Verwunderliches. Chara zeigt betreffs der sterilen Zellen ein weniger primitives Verhalten als Nitella, insofern als nur Eine „Wendungszelle" zur Ausbildung gelangt. Dass diese durch eine Querwand abgetrennt wird, hängt mit Folgendem zusammen. Die jungen Oogonien zeigen denen von Nitella gegenüber schon früher eine Längsstreckung (der eine Quertheilung entspricht), ferner ist es verständlich, dass von den Theilungen nur die eintritt, die zur Bildung einer functionirenden Zelle führt, zumal es morphologisch gleichgiltig ist, ob zuerst eine Quadranten- oder eine Octantenwand auftritt. Die Ansicht von Götz aber: „Die Characeen sind als Phycobrya zu bezeichnen, weil die Wendungszellen vermuthlich reducirte Archegonienwandungen sind, und weil das auch am besten die Form der Spermatozoiden- und der Vorkeimbildung erklärt", bleibt eine unhaltbare, selbst wenn man die oben vertretene Auffassung der Wendungszellen ablehnen sollte.[1]) Mir scheint diese, so lange nicht die obigen Angaben über den Verlauf der Theilungswände als irrig erwiesen sind, wohl begründet. Ein allgemeineres Interesse dürfte sie beanspruchen, auch abgesehen von der Homologiefrage, dadurch dass sich zeigt, wie in Verbindung mit den geänderten Verhältnissen in der „Constitution" der Oogoniummutterzelle auch die Entwickelungsgeschichte — hier speciell die Richtungen der Theilungswände und die sonst die Regel bildende Volumgleichheit der Tochterzellen — abgeändert werden. Wenn bei der Theilung eine Hälfte von vornherein als die weit überwiegende erscheint, so ist das ein ähnlicher Vorgang wie der, wenn ein Seitenglied bei einer Ausgliederung am Vegetationspunkt, wenn es stark entwickelt ist, sich von vornherein terminal stellt.[2]) Dass die Ungleichheit in der Grösse der beiden Tochterzellen, die bei einer Theilung entstehen, bedingt ist durch deren verschiedenes physiologisches Verhalten, zeigt

1) Ebenso wenig ist natürlich Cohn's Auffassung haltbar. Sie wäre möglich nur bei der durch de Bary widerlegten Annahme, dass die Befruchtung vor Auftreten der „Wendungszellen" erfolgt Cohn nahm an, die letzteren seien verkümmerte Schwesterzellen der Makrospore. (Grundzüge einer neuen natürlichen Anordnung der kryptogamischen Pflanzen. Jahresber. der Schles. Ges. 1871 pag 88.)

2) Wenn man anderseits die Stellung der Wände vergleicht, in der Scheitelzelle einer Alge je nachdem eine Theilung in physiologisch gleichwerthige oder ungleichwerthige Tochterzellen eintritt, so erhält man ganz ähnliche Fälle wie bei den Charen. Wenn in der Scheitelzelle eine Dichotomie eintritt, d. h. die beiden Theilstücke, die zu Aesten auswachsen, physiologisch gleichwerthig sind, tritt eine Halbirung ein, ähnlich wie beim Antheridium von Chara. Wenn dagegen der Seitenast gegenüber der fortwachsenden Hauptachse andere Eigenschaften zeigt (was Stärke und Richtung anbetrifft), so ist auch die erste Theilung, welche zu

sich ja übrigens — in anderer Weise als bei der Oogonienentwickelung — auch bei der Keimung der Oosporen der Charen. Die vom apikalen Ende abgetrennte „active“ (d. h. sich weiter entwickelnde) Zelle ist beträchtlich kleiner als die Speicherzelle, die den Rest der Oospore einnimmt. Aehnliches trifft auch für die Keimung der Makrosporen der Pteridophyten, die Embryobildung vieler Gymnospermen u. s. w. zu; wir können also wohl sagen: Die Regel, dass bei der Zelltheilung Halbirung eintritt, gilt, wenn die beiden Tochterzellen physiologisch gleichwertig sind, andernfalls tritt meist Theilung in ungleich grosse Tochterzellen ein. Dass das erstgenannte Verhalten durch Anpassungserscheinungen (wie z. B. bei der Sprossung der Hefezellen) modificirt werden kann, braucht kaum hervorgehoben zu werden, für das zweite scheint mir die Oogonentwickelung von Nitella, wenn wir sie mit der Antheridienentwickelung vergleichen, ein besonders lehrreiches Beispiel zu liefern.

2. Archegoniaten.

Die für die Characeen gewonnenen Anschauungen gaben Veranlassung, auch die Frage nach der Homologie zwischen Antheridien und Archegonien der Archegoniaten noch einmal zu prüfen.

A. Bryophyten.

Frühere entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen, namentlich die des um die Kenntniss der Bryophyten so hochverdienten Forschers Leitgeb, hatten zu dem Resultate geführt, dass den Antheridien und den Archegonien eine verschiedene „morphologische Dignität“ zukomme, weil sie ihrer Stellung nach verschieden seien. Leitgeb sprach z. B. den Satz aus: „Die Antheridien von Radula sind also nicht wie etwa bei Sphagnum und theilweise auch bei Fontinalis metamorphosirte Sprosse, sondern Trichomgebilde.“ [1]) Es ist dieser rein formale Standpunkt — welcher die Homologie von Antheridium und Archegonium von vornherein in Abrede stellt, und zwar auf Grund ihres verschie-

---

seiner Entstehung führt, eine andere; die Theilungswand erscheint — gegenüber der bei einer Dichotomie auftretenden — stark seitlich „verschoben“, ganz ähnlich, wie dies bei der ersten Theilungswand im Characeen-Oogon der Fall ist. Man vergleiche die öfters erörterten Verzweigungsverhältnisse der Sphacelariaceen, z. B. die schematische Figur 30 in Vergl. Entwickelungsgesch. pag. 189. Dass übrigens auch ursprünglich „physiologisch gleichwerthige“ Zellen später different sich ausbilden können und umgekehrt, braucht nicht weiter betont zu werden.

1) Leitgeb, Wachsthumsgeschichte von Radula complanata. LXIII. Bd der Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien 1. Abth. Januar 1871.

denen Ursprungs — jetzt wohl allgemein aufgegeben. Die Gründe, welche ich gegen denselben in der „Vergl. Entwickelungsgeschichte“ und anderwärts anführte, brauchen deshalb nicht wiederholt zu werden. Vielmehr fragt es sich hier nur, ob in der Entwickelung der Antheridien und Archegonien sich noch eine Uebereinstimmung nachweisen lässt oder nicht. Ich kam bei der Discussion dieser Frage in der „Organographie“ [1]) zu einem negativen Resultat. „Bei den Moosen sind diese Differenzen (im Zellenaufbau von Antheridien und Archegonien) von Anfang an vorhanden, was nicht hindert, dass bei Missbildungen gelegentlich Gebilde, die halb Archegonien, halb Antheridien sind, vorkommen.“ Weitere Ueberlegung führte aber zu einem anderen Resultat. Zunächst seien die Lebermoose besprochen.

Hier ist schon die Vergleichung der Antheridienentwickelung bei den verschiedenen Formen eine lehrreiche. Erinnern wir uns zunächst des Aufbaues der Antheridien. Es lassen sich hier zwei Typen unterscheiden: [2]) „1. Der Aufbau durch Querscheibenbildung, welcher charakteristisch ist für die keulenförmigen Antheridien der Riccien, Marchantien und diejenigen von Monoclea, und 2. das zur Bildung von mehr kugeligen Antheridien führende ‚Allseitswachsthum‘, wie es sich bei den Jungermannieen und Anthoceroteen [3]) findet.“

Die Antheridien der ersten Gruppe zeichnen sich auch durch ihre bedeutendere Grösse gegenüber denjenigen der zweiten aus; bekannt sind ja die verhältnissmässig riesigen Antheridien der Marchantieen. Diese Antheridien wurden a. a. O. als die primitiveren bezeichnet, weil es bei ihnen später als bei dem zweiten Typus zur Sonderung zwischen Wandzellen und „Urmutterzellen“ der Spermatozoen kommt. Diese Sonderung findet nämlich in den einzelnen Querscheiben erst statt, nachdem jede derselben zwei Längstheilungen erfahren hat, also in vier Quadranten zerlegt ist, innerhalb deren dann durch je eine Perikline die Wandschicht abgetrennt wird (vgl. Fig. 9, I).

In den Jungermanniaceen-Antheridien sehen wir zunächst in der Mutterzelle diese Quertheilungen unterbleiben; im Vergleich mit den

---

1) pag. 243.

2) Vgl. Organographie pag. 240. Man könnte auch sagen, das Jungermanniaceen-Antheridium entspreche einem Marchantieen-Antheridium, bei welchem nur die terminale Querscheibe (Zelle) fertil ist, während die anderen zur Stielbildung verwendet werden.

3) Letztere nehmen ebenso wie die von Sphaerocarpus und Riella eine gewisse Mittelstellung zwischen beiden Typen ein.

Marchantieen ist nur eine Querscheibe, die Endzelle, vorhanden. Es setzt in dieser sofort eine Längstheilung durch eine Halbirungswand ein. Dieser folgt nun aber eine sehr eigenartige Theilung, die mir, obwohl von einem so vortrefflichen Beobachter wie Leitgeb festgestellt, doch immer sehr sonderbar erschien. Es treten nämlich in jeder Längshälfte des Antheridiums zwei Längswände auf (2, Fig. 9, II), welche sich jeweils der ersten Wand unter einem Winkel von etwa 45° und der Aussenwand ansetzen. Dadurch wird je eine kleinere zur Wand werdende Zelle (*w* Fig. 9, II) und eine grössere abgeschnitten, die sich durch eine zweite, weniger weit nach oben reichende Längswand (3 Fig. 9, II) theilt in eine innere fertile und eine äussere sterile. Nun hat schon Leitgeb angedeutet, wie diese Anordnung mit der erstgenannten in Beziehung zu bringen sei;[1]) er nahm nämlich an, dass auch bei den

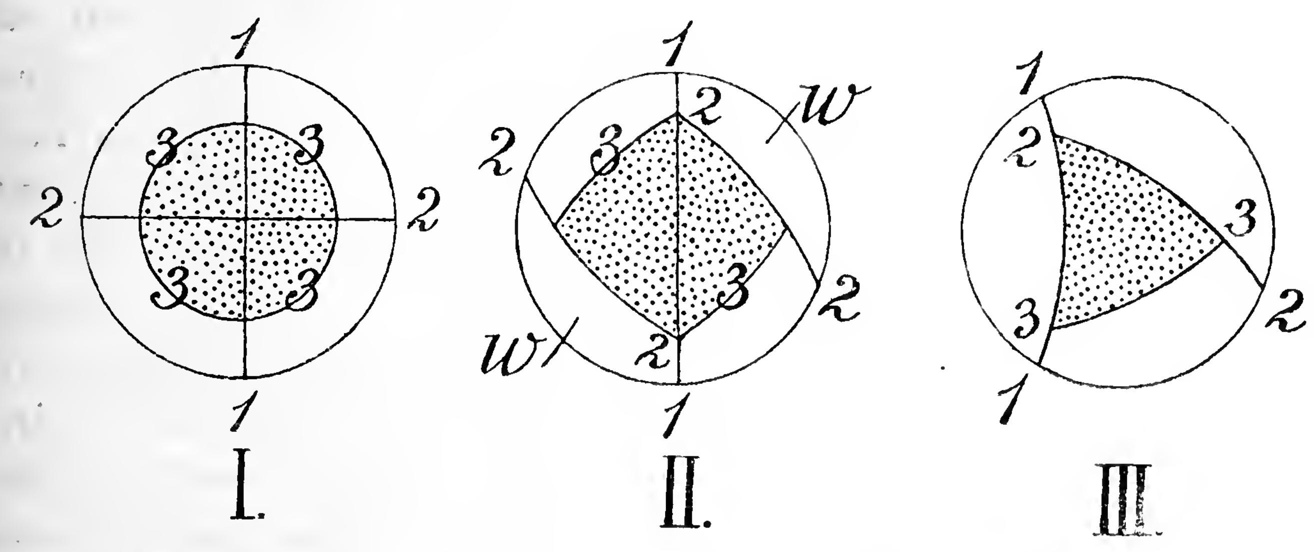


Fig. 9. Schematisirte Querschnitte I. durch ein Marchantiaceen-, II. durch ein Jungermanniaceen-Antheridium, III. durch ein Lebermoosarchegonium. Alle drei in den ersten Entwickelungsstadien. Die Wände sind der Reihenfolge nach beziffert, die „fertilen" Zellen durch Punktirung hervorgehoben. *w* in Fig. II die sterilen (zur Wandbildung benutzten) Quadranten. Diese Figur gilt auch für die Laubmoosantheridien.

Jungermannieen eigentlich eine Quadrantentheilung vorliege. Darin möchte ich ihm nun vollständig zustimmen. Es tritt eine Quadrantentheilung ein, aber einer der Quadranten in jeder Antheridienhälfte bleibt steril und ist infolge davon von vornherein kleiner als der andere. Mit anderen Worten, jede Antheridienhälfte theilt sich zunächst in zwei physiologisch ungleiche Zellen, und damit hängt ebenso wie bei den Wendungszellen im Oogon von Nitella auch die „congenitale" Verschiebung der Wand zusammen. Der sterile Quadrant ist von vornherein nur Wandzelle. Darnach kann es dann nicht verwundern, dass, wie es Leitgeb schien, bei Scapania zuweilen die

1) Untersuchungen über die Lebermoose II pag. 44.

„normale“ Quadrantentheilung des ersten Falles eintrat und in Verbindung damit gleichmässige Weiterentwickelung der beiden Quadranten. Man könnte geneigt sein (falls man das Sterilwerden je zweier Quadranten im phylogenetischen Sinne fasst) es dazu in Beziehung zu bringen, dass — soweit dies ohne Messungen und Zählungen angenommen werden darf — in den Antheridien der Jungermannieen bedeutend weniger Spermatozoen gebildet werden, als in denen der Marchantieen. Da indes bei den Antheridien der Laubmoose ein ganz ähnlicher Vorgang sich findet und diese meist sehr zahlreiche Spermatozoen bilden, so muss die angedeutete Beziehung eine zweifelhafte bleiben. Auch ohne phylogenetische Hypothesen hat es aber einen Sinn, wenn wir annehmen, dass die erstgebildeten Wandzellen des Antheridiums einem „sterilen“ Quadranten entsprechen. Nehmen wir an, die Eigenschaften, welche eine Wandzelle bezeichnen, seien durch x, die einer Spermatozoidmutterzelle durch y ausgedrückt, so würde jede Quadrantenzelle x und y zunächst noch undifferenzirt enthalten. Der „sterile Quadrant“ enthielte unserer Auffassung nach von y nur noch sehr wenig (latent), in Fällen wie der von Scapania angeführte dagegen mehr. Ob nun die Verminderung von y eine phylogenetische ist oder nicht, lässt sich derzeit nicht entscheiden und eine Discussion darüber hätte deshalb keinen Zweck. Ueberhaupt werden unsere phylogenetischen Vorstellungen mehr als bisher mit latenten Merkmalen zu rechnen haben oder, was auf dasselbe hinauskommt, mit „Entwickelungsmöglichkeiten“. Wenn eine solche bei einer Pflanze latent bleibt, bei einer anderen in die Erscheinung tritt, so ist damit noch nicht bewiesen, dass der erste Fall durch Reduction aus dem zweiten entstanden ist. Wenn ich also sage, der „sterile Quadrant“ entspricht im Jungermanniaceen-Antheridium einem Quadranten des Marchantiaceen-Antheridiums, so bedeutet das zunächst Folgendes: 1. Der ersten Theilung in beiden Fällen folgt eine zweite (eine „fertile“ Zelle abgrenzende), die aber bei den Marchantiaceen in beiden, bei den Jungermanniaceen nur in einer der Tochterzellen eintritt; 2. auch die erstgebildete sterile Hälfte hat aber (nach L e i t g e b's Beobachtung) bei Scapania noch latent die Fähigkeit, sich ebenso wie die zweite zu entwickeln; 3. mit der Thatsache, dass beim Jungermanniaceen-Antheridium in jeder Hälfte eine Theilung in physiologisch ungleiche Zellen eintritt, hängt offenbar die eigenthümliche „Verschiebung“ der Quadrantenwand zusammen. Es ergibt sich aus dem Gesagten ferner, dass die Zahl der Theilungen, die in beiden Fällen zur Abscheidung der Spermatozoidmutterzellen erforderlich ist, dieselbe ist, nämlich

drei (Halbirungswand, Quadrantenwand, Perikline, welche die Wandzelle abtrennt).

An den zweitgenannten Typus (den der Jungermanniaceen) der Antheridienentwickelung knüpft nun die Archegonentwickelung direct an. Ich glaube zeigen zu können, dass ein Archegonium eines Lebermooses einem halben Antheridium entspricht, oder mit anderen Worten einem solchen, bei dem eine Längshälfte steril geworden ist.

Die Entwickelungsgeschichte der Archegonien ist durch Janczewski's[1]) ausgezeichnete Untersuchungen klargelegt worden, welche zeigten, dass bei den Lebermoosen im Wesentlichen der Entwickelungsvorgang überall derselbe ist, wie Leitgeb ihn für Radula complanata angegeben hatte. Wir wissen, dass im Archegonium drei Längswände auftreten, die eine mittlere Zelle von drei äusseren sondern; die mittlere zerfällt in eine Deckelzelle und eine Innenzelle, die wir auch hier als fertil bezeichnen wollen, obwohl unter ihren Tochterzellen bekanntlich nur eine zur Eizelle wird.

Vergleichen wir nun die Anordnung der Wände im jungen Archegon (Fig. 9, III) mit der im jungen Antheridium, so scheint mir zweifellos, dass die erste Längswand im jungen Archegonium nichts anderes ist als die Halbirungswand im Antheridium, die Wand 1 in Fig. 9, II. Von den beiden Hälften bleibt aber die eine steril, sie wird zum Aufbau der Archegonienwand verwendet. Nur die zweite Hälfte erfährt eine Weiterentwickelung, und zwar eine, die mit geringen Abweichungen der der Antheridienhälfte entspricht, d. h. es wird durch zwei Längswände eine mittlere von zwei Wandzellen abgegrenzt; ganz wie beim Antheridium schneidet die mittlere Zelle dann nach oben hin eine Deckelzelle ab und liefert dann Halskanalzellen, Eizelle und Bauchkanalzelle. Auch hier sehen wir wieder, dass bei der ersten Theilung eine Verschiebung der Wandstellung in Verbindung mit der Thatsache eintritt, dass die Theilung in zwei physiologisch ungleiche Hälften erfolgt. Wir sehen wieder wie beim Antheridium, dass die kleinere, sterile Zelle zum Aufbau der Wand verwendet wird, und können sagen: In der Entwickelung des Archegoniums wird ein Vorgang, der bei der Antheridienentwickelung schon nachweisbar war, weitergeführt;[2])

---

1) Janczewski, E. v., Vergleichende Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte des Archegoniums. Bot. Ztg. 1872 pag. 379 ff.

2) Uebrigens wird meines Erachtens die oben betonte Homologie zwischen Antheridium und Oogonium auch bestehen bleiben, wenn man die Deutung der sterilen Quadranten im Antheridium ablehnen sollte.

wie dort in jedem Quadranten eine Zelle „sterilisirt" und zum Wandaufbau verwendet wird, so im Archegonium schon die ganze eine (aber eben deshalb kleinere) Hälfte; wir sehen also einen offenbaren Zusammenhang vor uns. Vergleichen wir also ein junges Antheridium in dem Zustand, welchen Fig. 9, II darstellt, mit einem jungen Archegonium, so besteht das erstere aus zwei Innenzellen und vier Aussenzellen, von denen zwei sterilen Quadranten entsprechen, das letztere aus einer Innenzelle und drei Aussenzellen. Von diesen entspricht eine einer sterilen Antheridienhälfte, eine einem sterilen Antheridienquadranten. Besonders klar aber tritt hervor, dass die Innenzellen einander homolog sind. Sie bilden, wie erwähnt, im Antheridium wie im Archegonium eine Kappenzelle nach oben, die zur Wand gehört, und eine Innenzelle, die im Antheridium Spermatozoidmutterzellen, im Archegonium Halskanalzellen + Eizelle (mit Bauchkanalzelle) liefert. Im Archegonium hat also, wie oben schon erwähnt, noch eine weitere Sterilisirung stattgefunden,[1]) der ganze Innenkomplex entspricht aber dem Innencomplex einer Antheridienhälfte.

Diese Beziehungen sind meiner Ansicht nach so klar, dass ich mich nur wundere, dass ich sie nicht schon früher bemerkte; es war erst die durch Nitella gegebene Schulung nothwendig. Uebrigens kommt es auch bei den Antheridien, wie es scheint, gelegentlich vor, dass sie sich ganz nach Art der Archegonien entwickeln, d. h. also nur halb. Wenigstens sagt Leitgeb in seiner Abhandlung über Radula [2]) von den Antheridien: „Der eben besprochene Theilungsvorgang ist zweifellos der häufigste. Doch scheint es, dass insoferne Abweichungen eintreten können, als die Bildung der ersten Halbirungswand ganz unterbleibt und gewissermaassen nur eine Hälfte ausgebildet wird. Ich schliesse dies daraus, dass man öfters Queransichten junger Antheridien erhält, wo die centrale Zelle dreieckig erscheint und von keiner Wand durchsetzt wird." Meiner Ansicht nach tritt aber auch hier die erste Halbirungswand auf, nur eben so wie beim Archegonium, d. h. dass die eine, kleinere Hälfte nur als Wandzelle ausgebildet wird. Dass ein Antheridium, wie Leitgeb es schildert, ganz dem in Fig. 9, III von einem jungen Archegonium gegebenen Querschnittsbilde gleicht, ist wohl nicht zu bezweifeln, leider hat Leitgeb keine Abbildung gegeben.

---

1) Und zwar in zwei Schritten, denn erst theilt sich die Innenzelle in eine sterile (Halskanalmutterzelle) und eine fertile Zelle, letztere wieder in eine sterile (Bauchkanalzelle) und die definitiv fertile Eizelle.

2) pag. 31 d. S.-A.

Betreffs der Laubmoose kann ich mich kurz fassen. Wir kennen hier nur einen Typus der Antheridienentwickelung, den des Aufbaues mit „zweischneidiger Scheitelzelle“. Dieser lässt sich als eine Modification des Querscheibenaufbaues der Marchantieen betrachten, wobei von vornherein eine Zweitheilung der Scheiben erreicht wird. Bei Riccia fand D. Campbell[1]) gelegentlich denselben Vorgang als Variante der „normalen“ Entwickelung. Wir können also sagen, ein Laubmoosantheridium unterscheidet sich in seinem Zellenaufbau von einem Marchantieen-Antheridium dadurch, dass die Halbirungswand der Querscheibe gleich von vornherein da ist. Die Theilung der Halbscheiben selbst aber (Fig. 9, II) stimmt mit der im Jungermannieen-Antheridium überein, ebenso die Archegonentwickelung (abgesehen von dem eigenartigen wiederholten Etagenaufbau) mit der der Lebermoose. Es kann also betreffs der Homologie von Antheridien- und Archegonentwickelung auf das bei diesen Gesagte verwiesen werden. Man wird, wie oben erwähnt, bei der Antheridienentwickelung der Laubmoose von einer Reduction der Spermatozoidenzahl zunächst nicht sprechen können. Aber da uns die Vergleichspunkte hier fehlen, so kann darauf nicht näher eingegangen werden; es würde aber auch nichts Verwunderliches haben, wenn ein nach dem Typus der Jungermanniaceen „vereinfachtes“ Antheridium sich seinerseits körperlich stark weiter entwickelte, indem der fertile Quadrant sich um so ergiebiger entwickelt.[2])

Bei den Lebermoosen sind Zwitterorgane, die einen Uebergang von Archegonien zu Antheridien bilden würden, soweit mir bekannt, bis jetzt nicht zur Beobachtung gelangt. Bei einem Laubmoose dagegen glaubt Lindberg[3]) einen Uebergang zwischen Antheridium und Archegonium beobachtet zu haben. Er fand nämlich bei einem diöcischen, pleurocarpen Laubmoos Hypnum (Brachytherium) erythrorrhizum auf sterilen weiblichen Pflanzen, welche einen von männlichen Pflanzen ganz reinen Ballen bildeten, abnorme weibliche „Blüthen“. Die Pflanzen producirten Antheridien, die in ihrem äusseren Aussehen mehr oder minder an Archegonien erinnerten, namentlich auch

1) Mosses and ferns (1895) pag. 33.

2) Etwa wie bei den Cucurbitaceen, wo nur eine Antherenhälfte ausgebildet ist, diese bei manchen Formen (z. B. Cucurbita) eine ungemein starke Entwickelung zeigt.

3) S. O. Lindberg, Öfvergang af honorgan till hanorgan hos en bladmossa. (Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademieens Förhandlinger 1879 Nr. 5.) — Herr Dr Neger hatte die Güte, den schwedischen Text für mich zu übersetzen, wofür ich ihm auch hier bestens danken möchte.

durch halsähnliche Verengerung des oberen Theiles. Leider aber sind Lindberg's Angaben und Abbildungen zu wenig eingehend, um entscheiden zu können, ob er (was zunächst am wahrscheinlichsten scheint) nur Pflanzen vor sich hatte, die etwas abnorm gestaltete, äusserlich Archegonien ähnliche Antheridien trugen, oder ob wirklich Uebergangsformen vorhanden waren. Diese würden nach den oben entwickelten Anschaungen zu stande kommen können dadurch, dass sowohl die Centralzelle (Bauchkanalzelle + Eizelle). sich zu Spermatozoidmutterzellen gestalten, als auch die Halskanalzellen, die ja nach der hier entwickelten Anschauung steril gewordenen Eizellen resp. Spermatozoidmutterzellen entsprechen; ev. wäre auch ein Fertilwerden der steril gewordenen einen Hälfte denkbar. Jedenfalls würde es sich lohnen, auf derartige Uebergangsformen zu achten, deren Vorkommen um so weniger unwahrscheinlich ist, als auch in Samenanlagen von Angiospermen das Archespor Mikrosporen statt Makrosporen erzeugen kann. Pollenbildung in Samenanlagen habe ich früher[1]) für Begonia geschildert; Molliard[2]) hat später einen ganz analogen Fall bei Petunia gefunden. In beiden Fällen handelte es sich um gefüllte Blüthen, bei denen, wie wir wissen, tiefgreifende Störungen vorkommen. Solche werden auch anzunehmen sein, wenn eine eigentlich zur Archegonienbildung bestimmte Moospflanze Antheridien erzeugt. In beiden Fällen aber wird sich meiner Ansicht nach die Störung in einer Functionsänderung der homologen Zellen aussprechen. Dies sind bei Pollensäcken und Samenanlagen die Archesporzellen, bei Moos-Antheridien und Archegonien die oben bezeichneten.

Eine wirkliche Zwitterbildung hat Janczewski[3]) für Atrichum (Catharinea) erwähnt. Er fand hier Organe, „welche in der unteren Hälfte ein normal ausgebildetes Antheridium vorstellten, aber oben in

---

1) Beiträge zur Kenntniss gefüllter Blüthen. Jahrb. f. wissensch. Botanik XVII, pag. 246.

2) Molliard L., Sur la formation du pollen dans les ovules du Petunia hybrida. Revue générale de botanique T. VIII pag. 49 (1896) Homologie du massif pollinique et de l'ovule ibid. pag. 293. Es lässt sich aus den bisherigen Angaben nicht mit Sicherheit entnehmen, ob die Tapetenzellen in den pollenführenden Samenanlagen etwa die Stelle der Epithelzellen normaler Samenanlagen einnehmen. Aus „vergleichenden Gründen“ wäre anzunehmen, dass das nicht der Fall ist, aber wie sich die Sache wirklich verhält, bedarf der Aufklärung.

3) a. a O. pag. 412. Leider hatte ich die Angabe Janczwski's bei Bearbeitung der „Organographie“ nicht mehr in Erinnerung, weshalb sie dort nicht angeführt ist.

typischen Archegonienhals mit seinem centralen Kanalzellstrang ausgezogen sind". Eine Abbildung dieses merkwürdigen Falles hat sein Entdecker leider nicht gegeben. Er fasst ihn so auf, dass der antheridiale Theil des Zwitters hervorgegangen sei aus dem „Fuss" des Archegoniums. Dieser baut sich durch ähnliche Theilungen auf, wie sie bei der Entwickelung des Antheridiums auftreten (Abbildung für Mnium undulatum s. Organographie pag. 244 Fig.). Die „antheridienähnlichen" Theilungen bei der Entstehung des Archegonienfusses finden sich aber nicht bei allen Moosen [1]), und es wird sich fragen, ob der „Stiel" (dessen biologische Bedeutung in der „Organographie" besprochen ist) nicht vielmehr eine bei manchen Moosen nachträglich eingetretene Neubildung ist. Wenn man ihn aber auch als „sterilisirten" unteren Theil des Archegons betrachten will, so möchte ich hier doch das Hauptgewicht auf die innere Differenzirung des Archegoniums und deren Uebereinstimmung mit der im Antheridium legen. Eine sichere Deutung der „Mittel" resp. Zwitterbildungen scheint mir nur möglich, wenn ein günstiger Zufall erlaubt, mit einiger Sicherheit zu sagen, wie sie entstanden sind.

B. Pteridophyten.

Hier kann ich im Wesentlichen auf früher Gesagtes verweisen. Zunächst wurde hervorgehoben, dass die Entwickelung der Sexualorgane bei den Pteridophyten, von der der Bryophyten abweicht, so deutlich auch die Homologie im fertigen Zustand hervortritt. Es ist dies für die Beurtheilung des Zusammenhanges der beiden Reihen von Interesse. Hier handelt es sich aber darum, wie weit innerhalb der Pteridophytenreihe Antheridien und Archegonien in ihrer Entwickelung übereinstimmen. Diese Frage habe ich früher [2]) dahin zu beantworten gesucht, dass

1. die scheinbar sehr verschiedenen Fälle der Antheridienentwickelung sich in eine zusammenhängende Reihe anordnen lassen, welcher vor Allem gemeinsam ist, dass die Spermatozoidmutterzellen aus einer Zelle ihren Ursprung nehmen, von welcher nach aussen die Wandschicht (im engeren a. a. O. bezeichnetem Sinne) abgetrennt wird;

---

1) Nach Gayet sollen sie fehlen z. B. bei Andreaea, Sphagnum, Phascaceen, Diphyscium (Gayet, Recherches sur le developpement de l'Archégone chez les Muscineés. Ann. des scienc. nat. 8. Serie T. III [1894]).

2) Vergl Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane pag. 425 und 426, ausführlicher in „Organographie" (Jena 1900), pag. 388—400.

2. dass die Archegonienentwickelung damit übereinstimmt, indem der Halskanal und Centralzelle zusammen der Spermatozoidenmutterzelle, die Halszellen der Antherienwand s. str. entsprechen.

Da ich dem früher Ausgeführten nichts Wesentliches hinzuzufügen weiss, so sei hier einfach darauf verwiesen.

Dasselbe kann geschehen betreffs der sexuell differenzirten Sporangien, bei welchen die Homologieen in der Entwickelung von Mikro- und Makrosporen jetzt ja klar zu Tage liegen.

Ich glaube also, dass die oben über die Sexualorgane der Moose gegebenen Ausführungen auch bei diesen Zusammenhänge aufweisen, wo sie bisher vermisst wurden, wenngleich allen auf Vergleichung beruhenden Ausführungen stets eine gewisse Unsicherheit anhaftet, weil die „persönliche Gleichung" dabei stark mitwirkt. Wir haben aber, um einen Einblick in die Verkettung der Gestaltungsverhältnisse zu gewinnen, nur zwei Methoden: den Vergleich (auch die Entwickelungsgeschichte gehört dazu, indem sie die einzelnen Entwickelungsstadien mit einander vergleicht) und das Experiment. Das letztere versagt bei unseren heutigen Hilfsmitteln nur allzu häufig und wir werden uns einstweilen vielfach damit begnügen müssen, wenn der Vergleich uns gestattet, die Einzelthatsachen in zusammenhängende Gruppen anzuordnen. Das wurde auch in der vorstehenden Mittheilung versucht.

Ueberblick über die Ergebnisse.

1. Männliche und weibliche Geschlechtsorgane stimmen in Bau und Entwickelung ursprünglich mit einander überein. Die bedeutenden Verschiedenheiten, welche sie bei im System höherstehenden Pflanzen zeigen, sind bedingt:
   a) durch Unterbleiben von Zelltheilungen im weiblichen Organe, verglichen mit dem männlichen;
   b) durch Sterilwerden von Zellen im weiblichen Organe, welche im männlichen noch zur Spermatozoidbildung herangezogen werden;
   c) dadurch, dass bei „physiologisch-ungleichwerthiger" Theilung einer Zelle auch die Grössenverhältnisse der Tochterzellen und die Lage der Theilungswand sich ändern.

2. Die sterilen Zellen im Oogonium der Charen (welche bei Nitella in Dreizahl, bei Chara und Tolypella in Einzahl auftreten), können nicht mit Götz als rudimentäre Wandschicht eines Archegoniums aufgefasst werden, sie entsprechen vielmehr Theilungen, die im jungen Antheridium auftreten; nur eine der Theilzellen entwickelt

sich zur Eizelle. Eine „Wendung“ des Wachsthums, wie A. Braun sie annahm, findet nicht statt; die sterilen Zellen haben wahrscheinlich eine ernährungs-physiologische Bedeutung.

3. Bei den Lebermoosen lässt sich zwischen den zwei Typen der Antheridienentwickelung dadurch eine Verbindung herstellen, dass angenommen wird, bei der Entwickelung des Jungermanniaceen-Antheridiums trete in jeder Hälfte ein steriler Quadrant auf. An diesen Typus schliesst sich die Archegonienentwickelung unmittelbar an. Das Archegonium entspricht einem halben Antheridium, die Innenzelle des jungen Archegoniums einem halben Spermatozoidmutterzellenkomplex; sie wird ganz entsprechend den im Antheridium stattfindenden Vorgängen angelegt.

4. Bei den Pteridophyten stimmt die Entwickelung der Archegonien und der Antheridien in ihren Grundzügen gleichfalls überein, wobei auf die vom Verf. in „Organographie der Pflanzen“ (Jena 1898 bis 1901) gegebenen Ausführungen verwiesen wird.

Zur Biologie der Laubmoose.

Von

Friedrich Stolz aus Innsbruck.

(Nach dem Tode des Verfasser veröffentlicht von K. Giesenhagen, München.)

Im Beginn des Wintersemesters 1898/99 zeichnete sich Friedrich Stolz aus Innsbruck als Praktikant in das Album des kgl. pflanzenphysiologischen Instituts in München ein. Der junge Mann hatte bisher in seiner Vaterstadt Naturwissenschaften studirt, und war nach München übergesiedelt um sich nunmehr ausschliesslich botanischen Studien zu widmen und unter Goebel's Leitung seine Ausbildung in diesem Fach zu fördern. Er brachte ausser tüchtigen allgemeinen Kenntnissen eine gute Vorbildung für sein Specialfach mit und war besonders auf dem Gebiete der Mooskunde wohl beschlagen, da er seit Jahren als eifriger Sammler die Moosflora seiner Heimath durchforscht hatte.

Da ich im Winter 1898/99 in Vertretung des auf einer Forschungsreise in Australien und Neuseeland abwesenden Professors Goebel

die Leitung der wissenschaftlichen Arbeiten im pflanzenphysiologischen Institut übernommen hatte, so schlug ich dem Herrn Stolz Untersuchungen über die Biologie der einheimischen Moosflora als Thema für seine Arbeit vor. Aus früheren, gelegentlichen Versuchen, wusste ich, dass Sprossabschnitte und Blätter von Laubmoosen sich monatelang im Wassertropfen unter dem Deckglas am Leben erhalten, und dass an ihnen in solchen Präparaten Neubildung von Protonema und Adventivsprossen auftreten kann. Es schien mir wichtig zu konstatieren, ob an den so entstandenen neuen Pflanzen deren Verhalten unter dem Mikroskop ohne Störung jederzeit direct beobachtet werden kann, Veränderungen bemerkbar sind, welche als eine directe Beeinflussung der Form durch das umgebende Medium angesehen werden müssen, ob etwa die Paraphyllien die Blattlamellen, die Papillen, die Glashaare und andere Baueinrichtungen, welche zu dem Wasserbedürfniss der Moospflanzen in Beziehung gebracht werden, unter den veränderten äusseren Bedingungen veränderte Form annehmen. Zugleich hielt ich es für erwünscht, wenn die von Correns in einigen kurzen Mittheilungen (sein ausführliches Werk über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge war damals noch nicht erschienen) constatirte Localisation der Protonema- und Adventivsprossbildung für eine grössere Anzahl von Arten geprüft werde. Als Vorarbeit für die Lösung der Fragen waren Untersuchungen über die Morphologie und Entwickelung der Moosblätter und ihrer speciellen Baueinrichtungen nöthig, wobei auch allerlei cytologische Fragen, besonders über die Beschaffenheit der Zellwände der Moosblätter in ihren verschiedenen Entwickelungsstadien und über die Speicherung von Reservenahrung in den Zellen berührt werden mussten.

Herr Stolz nahm mit Fleiss und Verständniss die Arbeiten während des Winters in Angriff und setzte dieselben auch nach der Rückkehr des Herrn Professor Goebel unter dessen Leitung fort. Am Ende des Sommersemesters 1899, als ich bereits zu einer Reise nach Java und Sumatra aufgebrochen war, brachte er seine Untersuchungen, da er im nächsten Semester eine andere Universität aufzusuchen gedachte, zum vorläufigen Abschluss. Er konnte, bevor er in die Ferien ging, dem Herrn Professor Goebel ein ausgearbeitetes Manuskript mit zahlreichen, sorgfältig gezeichneten Abbildungen zur Begutachtung vorlegen und erhielt die Druckerlaubniss. Wenige Wochen später erreichte den in der Blüthe der Jugend stehenden Mann ein tragisches Geschick; er wurde ein Opfer seiner Liebe

zu den heimischen Bergen, indem er bei einer Hochtour in den Oetzthaler Bergen durch Absturz den Tod fand.

Das druckreife Manuskript, dessen nachträgliche Veröffentlichung den Angehörigen des Verstorbenen ein Herzenswunsch war und zugleich als eine Vervollständigung der aus dem pflanzenphysiologischen Institut hervorgegangenen Arbeiten auf dem Gebiete der experimentellen Morphologie der Institutsleitung wünschenswerth erschien, war trotz eifriger Nachforschung in dem Nachlass des Verstorbenen nicht mehr aufzufinden. Es fanden sich lediglich eine grosse Anzahl (174) von Zeichnungen, die in alphabetischer Ordnung nach dem Namen der Moose, von denen sie Darstellungen geben, in zwei Mappen untergebracht sind, und zwei Hefte mit Notizen über angestellte Versuche. Es ist absolut unmöglich, aus diesem Material die Ergebnisss der Arbeit, welche den verstorbenen Autor ein ganzes Jahr lang beschäftigte, zu rekonstruiren. Die blosse Deutung der Figuren, bei denen, wenn sie anatomische Details bieten, oft nichts weiter als der Name der Moosart angegeben ist, würde umfangreiche Nachuntersuchungen erfordern. Und unter dem Namen des Verstorbenen eine blosse Formulirung der allgemeinen Sätze, zu denen die Arbeit ihren Verfasser führte, nach meinem Gedächtnisse zu geben, das erscheint mir nicht angängig. Ich habe wohl im Anfang die Untersuchungen von Stolz in eine bestimmte Richtung gelenkt und auch die sich während der Arbeit entwickelnde erweiterte Fragestellung mit Interesse verfolgt; bevor aber der Autor zum Abschluss kam und zur Abgleichung der Anschauungen, die er aus so vielen Einzelbeobachtungen gewonnen hatte, trat ich bereits meine Tropenreise an, deren neuartige Eindrücke die Erinnerung an die Details der Schlussfolgerungen von Stolz zurückdrängten und zum Theil verwischten.

Nur Einzelheiten, ein geringer Bruchtheil dessen, was das Gesammtresultat der Arbeit war, lassen sich aus dem vorhandenen Material noch mit Sicherheit erkennen. Um das Andenken des fleissigen und begabten Mitarbeiters zu ehren, übernehme ich gerne die Mühe, unter Benutzung der vorgefundenen Notizen und Zeichnungen wenigstens ein kleines Bruchstück aus den Untersuchungen von Friedrich Stolz für die Veröffentlichung herzurichten.

Eine Reihe von Untersuchungen von Stolz bezog sich auf die Lamellenbildung an den Blättern gewisser Laubmoose. Als vorzügliche Beispiele für diese Erscheinung sind von altersher Polytrichum commune und seine Artgenossen bekannt. Ueber der stark verbreiterten mehrzellschichtigen Mittelrippe der Blätter erheben sich bei diesen

Moosen die Lamellen, welche parallel mit einander und einander genähert von dem Blattgrunde ab bis gegen die Spitze verlaufen. An der Basis des Blattes ist ein verbreiterter scheidenförmiger Theil vorhanden, der um die Sprossachse herumgreift. Diese dem Stämmchen dicht angeschmiegte Scheide bleibt von den Lamellen frei. Ebenso bleibt der einzellschichtige Rand des Blattes zu beiden Seiten der Mittelrippe ohne Lamellen.

Stolz untersuchte zunächst die Entwickelungsgeschichte des Blattes von Polytrichum commune und seiner Lamellen. Es sind Serien von Zeichnungen vorhanden, welche die von Lorentz[1]) gegebene Darstellung bestätigen und in den Einzelheiten ergänzen, ohne indessen wesentlich neue Gesichtspunkte für die Deutung zu ergeben.

Ueber die biologische Bedeutung der Lamellenbildung bei Polytrichum sind in der Litteratur mehrfach Angaben gemacht worden. Da der von Lamellen frei bleibende Blattsaum in seinen Zellen kein Chlorophyll führt, so müssen offenbar die chlorophyllhaltigen Zellen der Lamellen für die Assimilationsthätigkeit des Polytrichumblattes in erster Linie in Betracht kommen. Es liegt also der Schluss nahe, dass die Lamellenbildung für die Pflanze eine Vergrösserung der assimilirenden Fläche bedeutet. Diese Auffassung ist lange Zeit die herrschende gewesen, bis Goebel[2]) 1893 darauf hinwies, dass der Vortheil dieser Baueinrichtung hauptsächlich darin beruhe, dass in den schmalen Spalten zwischen den Lamellen Wasser capillar festgehalten werde und so für das Assimilationssystem für trockene Tagesstunden verfügbar bleibe. Lorch[3]) schloss sich in seinen Beiträgen zur Anatomie und Biologie der Laubmoose dieser Auffassung an und deutete an, dass vielleicht daneben noch, wie Firtsch bereis 1883 angenommen hatte, die Blattfaltung und Stellungsänderung der Blätter bei beginnendem Eintrocknen eine Schutzeinrichtung gegen zu weitgehende Verdunstung sei.

Stolz untersuchte nun diese Verhältnisse eingehender und fand, dass das Polytrichumstämmchen mit einer vorzüglichen Wasserleitung versehen ist, von der die Blattlamellen einen Theil repräsentiren. Wenn das lufttrockene Stämmchen an seiner Basis mit flüssigem Wasser in Berührung kommt, so füllen sich alsbald die capillaren Hohlräume zwischen dem Stamm und den Blattscheiden mit Feuchtig-

1) Lorentz, Moosstudien 1864, I, p. 20 ff.
2) Goebel, Archegoniatenstudien 5., Flora 1893 p. 430.
3) Lorch, Flora 1894 p. 462.

keit und indem die Flüssigkeit von einer der sich theilweise überdeckenden Blattscheiden zur nächstoberen fortschreitet, wird allmählich der Spross bis obenhin benetzt. Die Lamellen des einzelnen Blattes reichen bis an den Scheidentheil herab. Zwischen ihnen wird aus dem Blattwinkel das Wasser bis zur Blattspitze hin über die ganze Blattfläche geleitet, welche infolge der Benetzung gewisse Bewegungen ausführt, auf welche gleich zurück zu kommen sein wird. Die Spalten zwischen den Lamellen funktioniren also ebenso, wie der Spalt in einer Schreibfeder. So lange in dem Capillarraum zwischen Stämmchen und Scheide noch Wasser vorhanden ist, bleibt auch das Blatt bis zur Spitze versorgt. Wenn aber das Wasser in den Blattachseln schwindet, so beginnen auch alsbald im Blatt die Bewegungsvorgänge, welche das Blatt in die Trockenstellung zurückführen.

Die inneren Leitungsbahnen des Polytrichumstämmchens kommen für die schnelle Fortleitung des Wassers von der Basis zur Spitze nicht wesentlich in Betracht. Unterbricht man nämlich an einem trockenen Stämmchen bevor man es mit der Basis in Wasser taucht, den Zusammenhang der capillaren äusseren Leitbahnen, indem man ringsum einige Blätter mit sammt ihren Scheiden abreisst, so werden nur die unteren Blätter mit Wasser versorgt, oberhalb der Unterbrechungsstelle bleiben die Blätter in der Trockenstellung.

Die Bewegungserscheinungen, welche das Feuchtwerden oder das Eintrocknen der Blättchen des Polytrichumstämmchens makroskopisch anzeigen, verlaufen im Allgemeinen in folgender Weise: Im trockenen Zustande sind die Blätter von den beiden Rändern her nach oben eingerollt, die farblosen Randstreifen sind ganz über die Lamellen hergelegt. Die Blattspreite ist nach oben aufgerichtet, so dass die Oberseite der Sprossachse angeschmiegt, das ganze Stämmchen mit allen Blättern schopfig zusammengedrängt erscheint. Taucht man ein solches Stämmchen, dessen Blätter sich in der Trockenstellung befinden, in Wasser ein, so lockern sich fast momentan die an der Sprossachse zusammengedrängten Blattflächen und biegen sich an der Uebergangsstelle zwischen Spreite und Scheide im scharfen Winkel nach abwärts, bis sie annähernd einen rechten Winkel mit der Sprossachse bilden. Gleichzeitig wird die seitliche Einrollung aufgehoben und die Blattfläche biegt sich mehr oder minder stark convex mit der Spitze nach abwärts. Nach kaum einer Minute ist von den meisten Blättern die Ruhelage erreicht, die man als Feuchtstellung bezeichnen kann. Lässt man dann das Stämmchen eintrocknen, so vollzieht sich in dem Maasse, als das festgehaltene Wasser verdunstet, die umgekehrte Bewegung.

Die Blattflächen krümmen sich nach oben und richten sich mehr und mehr auf, indem zugleich die Einrollung der Ränder fortschreitet, bis nach einiger Zeit die Ruhelage der Trockenstellung erreicht wird, welche oben beschrieben worden ist.

Diese Bewegungsvorgänge sind bereits früher von anderen Forschern studirt worden. 1883 veröffentlichte Firtsch[1]) eine Abhandlung über einige mechanische Einrichtungen im anatomischen Bau von Polytrichum juniperinum, in welcher er dem Einrollungs- und Aufrichtungsmechanismus der Blätter ein besonderes Kapitel widmet. Firtsch sieht das Wesentliche bei dem Vorgang der Aufrichtung der Blätter in einer S-förmigen Aufkrümmung der in der Feuchtstellung planen oder nach rückwärts gekrümmten Blätter und führt diesen Krümmungsvorgang auf das verschiedene Quellungs- und Schrumpfungsvermögen der beiden Sklerenchymplatten zurück, welche im Mittelnerven des Blattes enthalten sind. Er constatirt, dass die Einkrümmung des trocknenden Blattes in ganz gleicher Weise verläuft, wenn man durch vorsichtiges Schaben mit dem Skalpell das Assimilationsparenchym von der Blattoberseite entfernt, und weist durch mikrochemische Reactionen nach, dass in der That in der Beschaffenheit der Wandsubstanz zwischen den Zellen der beiden Sklerenchymplatten ein Unterschied vorhanden ist. Ganz einwandfrei erscheint das Experiment, welches Firtsch seiner Schlussfolgerung zu Grunde legt, wohl nicht. Wenn man nämlich auch die assimilirenden Zellen, d. h. vor allen Dingen die Lamellen und die sie tragenden parenchymatischen Epidermiszellen über der Mittelrippe entfernt, so bleiben doch noch die Laminarsäume des Blattrandes erhalten, welche, indem sie sich nach oben einrollen, den Vorgang der Blatteinkrümmung beeinflussen können. Und in der That verläuft der Krümmungsvorgang bei dem gänzlich freipräparirten Blattnerven, die weder von den Lamellen, noch von Laminarsäumen begleitet sind, wesentlich anders als im verletzten Blatt. Vor allen Dingen werden die Bewegungen viel schneller und intensiver ausgeführt. Bei der Wiederbenetzung des gekrümmten Nerven wird zunächst die Bewegung ziemlich schnell über die gestreckte Lage hinaus fortgesetzt bis zu einer starken Ueberkrümmung im entgegengesetzten Sinne, welche dann erst allmählich wieder aufgehoben wird.

Die isolirten Lamellen führen bei der Wasserentziehung durch Glycerin gleichfalls starke Krümmungen in gleichem Sinne wie die unverletzte Blattfläche aus. Wären sie nicht im Stande, durch eigene

1) Ber. der Deutschen bot. Gesellschaft. I. Bd.

Formänderungen dem Zug oder Druck, der durch die Streckung oder Krümmung der Sklerenchymplatten bewirkt wird, nachzugeben, so müssten Zerreissungen oder Zerknitterungen auftreten, die am lebenden Blatt niemals zu bemerken sind. Man kann also sagen, dass die Krümmung oder Streckung der Blattfläche, welche bei Veränderung des Wassergehaltes bemerkt wird, wohl durch die verschiedene Quellbarkeit der Membranen in den Sklerenchymplatten mitbewirkt wird, dass aber, besonders was das Tempo der Bewegung und die fixe Lage in der Feucht- oder Trockenstellung anbetrifft, auch die parenchymatischen Elemente des Blattes bei dem Zustandekommen der Krümmungsbewegung der Blattfläche mit betheiligt sind.

Noch in anderer Beziehung bedarf die von Firtsch vertretene Auffassung der Ergänzung. Die Aufrichtung der Blätter kommt, wie oben angedeutet wurde, nicht allein durch die Einkrümmung der Lamina zu stande. Die Blattfläche von Polytrichum ist in der Feuchtstellung gegen die der Achse anliegende Scheide im scharfen Winkel von etwa 90° geknickt. Diese Knickung wird bei der Aufrichtung aufgehoben, so dass die Blattfläche in der Trockenstellung die annähernd geradlinige Fortsetzung der Scheide nach oben hin bildet. Für das Verständniss dieser gelenkartigen Bewegung reicht die von Firtsch gegebene Erklärung nicht aus. Man müsste denn schon annehmen, dass die Continuität der chemischen Beschaffenheit der Wandpartien in den beiden Sklerenchymplatten an der Gelenkstelle vollständig unterbrochen wäre, wofür aber der anatomische Befund und die von Firtsch ausgeführten Reactionen nicht den geringsten Anhalt bieten. Für die Gelenkbewegung zwischen Scheide und Spreite des Polytrichum-Blattes verliert auch das von Firtsch als Ausgangspunkt genommene Experiment seine Geltung. Das Assimilationsgewebe reicht nämlich überhaupt nicht bis zu der Gelenkstelle abwärts, es kann also auch nicht fortgeschabt werden. Uebrigens geht auch aus den Zeichnungen, welche Firtsch seiner Arbeit beigegeben hat, zur Genüge herror, dass es ihm hauptsächlich nur um die Erklärung des Krümmungsvorganges in der Blattfläche selbst zu thun war. Bei dem in Fig. 12b seiner Tafel dargestellten Blatt in der Trockenstellung ist die Gelenkbewegung überhaupt noch nicht beendet.

Eine weitere Bearbeitung haben die mit der Bewegung des Polytrichum-Blattes zusammenhängenden Fragen durch Bastit[1]) gefunden, welcher die Arbeit von Firtsch und die darin enthaltenen thatsächlichen

1) Revue générale de botanique 1891 pag. 417 ff.

Angaben vollkommen ignorirt. Mit grosser Umständlichkeit hat dieser Autor die Blattbewegung bei Polytrichum juniperinum in fünf oder eigentlich in acht verschiedene Bewegungsvorgänge aufgelöst. Er unterscheidet transversale und longitudinale Bewegungen. Die ersteren, durch welche die Einrollung der Blattflächen von den Rändern her zu Stande kommt, vollziehen sich nach seiner Ansicht als Gelenkbewegungen um sechs Längsachsen, welche zu beiden Seiten der Mittellinie und annähernd parallel mit derselben paarweise geordnet liegen. Die longitudinale Bewegung setzt sich aus zwei Momenten zusammen, einer gelenkartigen Bewegung an der Uebergangsstelle von der Blattscheide zur Spreite und einer Einkrümmungsbewegung der Blattfläche, welche die Oberseite derselben im feuchten Zustande convex, im trockenen Zustande concav werden lässt. Für die ursächliche Erklärung der Blattbewegung hat Bastit durch diese minutiöse Unterscheidung sehr wenig gewonnen. Er kommt zu dem Schluss, dass alle diese verschiedenen Bewegungsvorgänge durch die Turgorschwankungen in den Zellen der oberen Epidermis und den weitlumigen Elementen des Zellenstranges der Mittelrippe bewirkt werden. Es bezeichnet die Cuticula der Blattunterseite und die sklerosirten Hypodermschichten als tissus de résistance. Die letzteren sind an der Blattunterseite reichlicher als an der Oberseite. Die durch den Turgor der Zellen im feuchten Zustande bewirkte Flächenausdehnung betrifft also hauptsächlich die Oberseite des Blattes und muss zu einer Aufrollung und Zurückkrümmung führen. Weshalb diese gleichartige Ursache an der Uebergangsstelle zwischen Scheide und Spreite eine scharfe gelenkartige Einknickung der Blattfläche herbeiführt, während sie im übrigen nur eine sanfte Ueberkrümmung veranlasst, das hat auch Bastit nicht näher untersucht.

Stolz fand, dass die gelenkartige Bewegung auf dem Vorhandensein eines eigenartigen Schwellgewebes beruht. Der verbreiterte scheidenförmige Theil des Polytrichumblattes besteht der Hauptsache nach aus einer halbröhrenförmigen Zellplatte, welche nur in der hier verhältnissmässig schmalen Mittelrippe mehrschichtig ist. Alle Zellen sind in der Längsrichtung des Blattes gestreckt, vielmals länger als breit. An der Uebergangsstelle zwischen Scheide und Spreite ändert sich die Zusammensetzung des Gewebes, indem sich an die langgestreckten Zellen des einschichtigen Spreitentheiles ziemlich regelmässige Reihen von Zellen anschliessen, welche von der Fläche gesehen quadratisch oder querbreiter sind. Die Schicht dieser abweichend geformten Zellen setzt sich in der oberen Epidermis auch über die

Mittelrippe fort, so dass also ein zusammenhängendes Querband dieser Zellen zwischen Spreite und Scheide eingeschaltet ist. Untersucht man das Gewebe im trockenen Zustande, so erscheint der Inhalt der meisten Zellen schwarz, die Zellen enthalten Luft. Setzt man Wasser zu, so streckt sich das ganze Gewebe, indem die Zellwände sich dehnen und die Luftblasen werden allmählich resorbirt. Dass diese Flächenvergrösserung nicht eine Folge des Turgors ist, wie Bastit meint, sondern durch die Wasseraufnahme der Zellwände erfolgt, geht wohl ohne Weiteres aus dem Luftgehalt der Zellen hervor. Die Wirksamkeit dieses Schwellgewebes besteht nun darin, dass die über der Mittelrippe liegende Partie durch ihre Dehnung bei Wasseraufnahme die Blattspreite an der Gelenkstelle nach aussen überbiegt. Die seitlich von der Mittelrippe in dem einschichtigen Theil der Spreite liegenden Theile des Schwellgewebes sind bei dem Zustandekommen der Beugung nicht activ betheiligt. Man kann sich davon leicht überzeugen, wenn man an beiden Seiten des Gelenkes das Schwellgewebe bis zur Mittelrippe fortschneidet. Die Gelenkbewegung wird dadurch nicht beeinflusst. Ja selbst dünne Längslamellen, welche aus der Mittelrippe herausgeschnitten sind, führen bei Wasserzufuhr noch die Einknickung an der Gelenkstelle aus. Die Bedeutung des seitlichen Schwellgewebes beruht hauptsächlich darin, dass es für die auszuführende Bewegung den nöthigen Spielraum schafft. Ebensowenig als ein rinnenförmiges Blechstück oder Kartenblatt quer eingeknickt werden kann ohne Deformation oder Zerreissung, ebensowenig würde das rinnig gerollte und mit der rinnenförmigen Scheide fest verbundene Blatt durch den Druck an der Oberseite der Mittelrippe geknickt werden können, wenn nicht das die Verbindung mit der Scheide vermittelnde Blattgewebe durch selbständige Flächenvergrösserung dem Zuge der sich beugenden Mittelrippe nachgäbe. Auch die Geradstreckung beim Eintrocknen kann durch die Verkürzung des Schwellgewebes über der Mittelrippe allein bewirkt werden, wie das Verhalten der Blätter zeigt, welche an der Gelenkstelle beiderseits bis zur Mittelrippe eingeschnitten sind; indes ist wohl möglich, dass die selbständige Verkürzung der Seitenflächen des Gelenkes durch den ausgeübten Zug die Bewegung der Mittelrippe unterstützt und beschleunigt. Es darf hier nicht vergessen werden, dass die Einknickung an der Gelenkstelle nicht einfach ein durch das Schwellgewebe verursachtes mechanisches Hinüberbiegen ist. Die Gewebeelemente unterhalb der epidermalen Schwellschicht sind durch ihre Elasticität sowohl als durch die infolge der Benetzung resp. Auswellung eintretende un-

gleiche Streckung oder Kürzung mit bei dem Zustandekommen der Gelenkbewegung betheiligt; Streichungen oder Zerreissungen wären sonst unausbleiblich. Präparirt man das Schwellgewebe über der Gelenkstelle fort, so wird der Bewegungsvorgang an der Gelenkstelle sehr wesentlich verändert. Im feuchten Zustande zeigt die Profilansicht eine von dem Schwellgewebe entblösste Blattrippe an der Gelenkstelle, statt der rechtwinkligen Knickung nur eine schwache bogenförmige Krümmung. Beim Eintrocknen wird diese Krümmung ausgeglichen und in die entgegengesetzte übergeführt, so dass das Profil der Mittelrippe im trockenen Zustande die Form einer geschriebenen 6 annimmt, wobei die Concavität der Blattoberseite und der Innenseite der Scheide entspricht. Die Stärke der Einkrümmung in dieser Lage nimmt von der Blattspitze zu der Basis auch über die Gelenkstelle hinweg ganz gleichmässig zu. Die mikrochemische Beschaffenheit der Zellwände, welche die Ungleichheit in der Quellung und Schrumpfung der Sklerenchymplatten bedingt, ändert sich demnach von der Blattspitze gegen die Basis hin ganz gleichmässig, ihre Continuität ist auch an der Gelenkstelle nicht unterbrochen. Sie kann für sich wohl eine Krümmung, nicht aber eine Gelenkbewegung erklären. Für diese bildet das Vorhandensein eines Schwellgewebes die wirkende Ursache.

Sehr auffällig ist das Verhalten der Blätter von Polytrichum bei der Einwirkung wasserentziehender Reagentien. Legt man ein lufttrockenes Stämmchen in absoluten Alkohol oder in Glycerin, so ergeben sich, wie zu erwarten, in der Stellung und Gestalt der Blätter weder sofort noch bei längerem Liegen merkliche Veränderungen. Wird dagegen ein Stämmchen, dessen Blätter sich in der Feuchtstellung befinden, in Alkohol übertragen, so wird die Gelenkbeugung sofort aufgehoben und bleibt aus, so lange das Reagenz einwirkt. Die Zurückkrümmung der Blattfläche dagegen bleibt erhalten und es unterbleibt die Einrollung von den Rändern her. Bringt man das Stämmchen aus dem Alkohol in Glycerin, so werden in kurzer Zeit die Blattgelenke gerade gestreckt und die Ränder eingerollt, so dass dann das Stämmchen die Trockenstellung einnimmt. Bei längerem Verweilen in dem Glycerin treten aber langsam die Bewegungen wieder ein, welche die Blätter in die Feuchtstellung zurückführen, indem sowohl die Gelenkbeugung als auch die Zurückkrümmung der Lamina und die Ausrollung der Ränder erfolgt. Stämmchen, welche direct aus dem Wasser, d. h. in der Feuchtstellung, in Glycerin übertragen werden, verhalten sich genau ebenso. Die Blätter rollen, krümmen und heben sich

anfangs bis zur Trockenstellung, um nach einigen Stunden wiederum die Feuchtstellung einzunehmen. Bringt man nun solche in der Feuchtstellung befindliche Stämmchen aus dem Glycerinbad in Alkohol zurück, so bleibt die Form und Stellung der Blätter in der Flüssigkeit dauernd unverändert. Dass dabei die Bewegungsfähigkeit nicht überhaupt aufgehoben ist, ergibt sich sofort, wenn man nachträglich die Stämmchen aus dem Alkohol herausnimmt und lufttrocken werden lässt, wobei die Einrollung der Blattränder und die Gradstreckung und Aufkrümmung der Spreite der Streckung des Gelenkes auffällig voraus eilt.

Dieses Verhalten bestätigt die oben ausgesprochene Ansicht, dass bei dem Zustandekommen der Bewegungen im Blatt von Polytrichum verschiedene mikromechanische Factoren betheiligt sind. Wie oben bereits aus dem Vorhandensein von Luftblasen in den Zellen des Schwellgewebes im Blattgelenk gefolgert wurde, beruht die Flächenvergrösserung dieses Gewebes hauptsächlich auf Quellung der Zellwände. Indem der Alkohol das imbibirte Wasser schnell auszieht, erfolgt die Schrumpfung, welche die Gelenkbeugung aufhebt. Eine Schrumpfelung[1]) der Zellen findet aber im absoluten Alkohol nicht statt. Die Zellen der Blattepidermis und der Lamellen behalten ihre Dimensionen, folglich bleibt die Blattfläche geöffnet und nach aussen gewölbt. Das Glycerin dagegen bewirkt, indem es den Zellinhalt contrahirt, zugleich die Schrumpfelung aller plasmahaltigen Zellen und damit die Aufkrümmung und Einrollung der Lamina bis zur Trockenstellung. Indem aber nachträglich das Glycerin langsam in das Gewebe eindringt, erfüllt es die vorher vom Wasser eingenommenen Räume und macht damit die eingetretenen Bewegungen rückgängig bis die Feuchtstellung wieder erreicht ist. In diesem Zustande, in dem auch die Wände mit Glycerin imbibirt sind, kann dann der Alkohol keine Veränderungen mehr hervorrufen. Dass bei solchem vorübergehend mit Alkohol behandelten Präparate beim Lufttrockenwerden zuerst die Blattfläche sich krümmt und rollt, während die Gelenkbeugung zunächst noch erhalten bleibt, scheint darauf hinzudeuten, dass die Ersetzung des Glycerins durch Alkohol in dem Zellinhalt wesentlich schneller erfolgt, als in den Membranen selbst.

---

1) Vergl. Steinbrinck, „Zur Terminologie der Volumveränderungen pflanzlicher Gewebe." Ber. d. deutschen Bot. Gesellsch. Bd. XVIII, 1900, p. 217.

Ueber die Entwickelung der weiblichen Blüthen bei einigen Juglandaceen.

Von

G. Karsten.

Hierzu Tafel XII.

An verschiedenen Stellen der bekannten Arbeiten von Nawaschin[1]) finden sich Hinweise auf die Gattung Juglans und mehr oder minder vollständige Angaben über einige Eigenthümlichkeiten ihrer Entwickelung. Da diese unzusammenhängenden Bemerkungen sich theilweise widersprechen, jedenfalls kein vollständiges Bild der Verhältnisse bieten, so habe ich versucht, an einigen im botanischen Garten cultivirten Formen der Familie einen Einblick in den Entwickelungsgang zu erhalten.

I. Darstellung der Entwickelung.

Untersucht wurden Juglans regia, Juglans cordiformis, Juglans nigra in geringer Zahl, Pterocarya fraxinifolia, Carya amara und tomentosa (wenig Material).

Juglans cordiformis Maxim. Japan zeichnet sich vor den übrigen Juglansarten durch überaus reichblüthige gipfelständige weibliche Inflorescenzen aus; sie gleicht darin am meisten noch der Gattung Pterocarya.

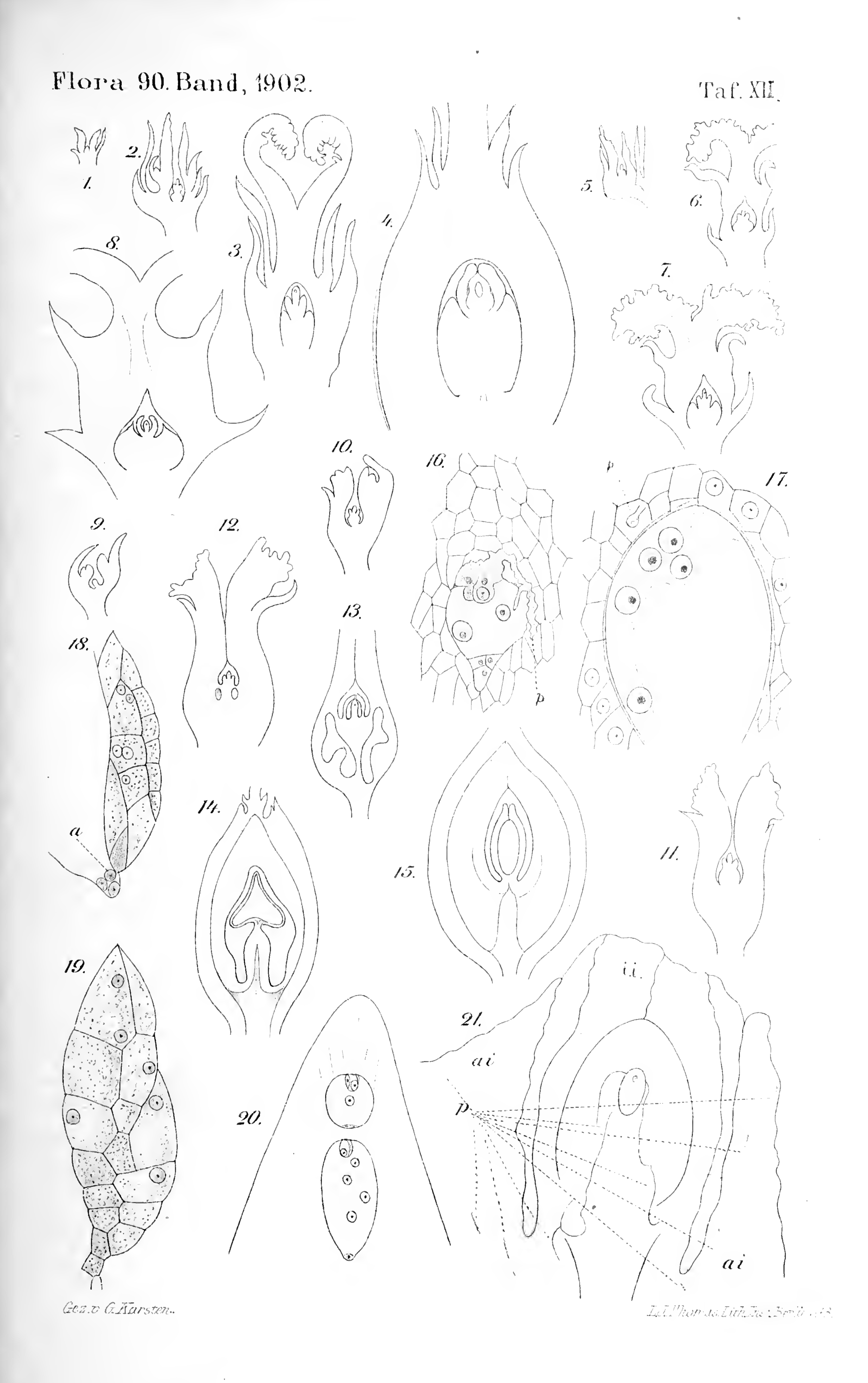
Die wichtigste ältere Litteratur ist: C. de Candolle, Mém. sur la famille des Juglandées. Ann. d. sc. nat. Bot. sér. IV, t. XVIII. 1. und A. W. Eichler, Blüthendiagramme II, 32, wo weitere Litteraturangaben vorhanden sind.

Bei Untersuchung junger Inflorescenzen und Einzelblüthen findet man folgende Verhältnisse.

In allen Fällen ist die in der Achsel eines Deckblattes stehende junge Blüthenanlage ihrer Hauptmasse nach aus zwei Fruchtblättern gebildet, die mehr oder weniger dicht eine aufrechte Samenanlage umschliessen. Sehr häufig ist zur Zeit der Bestäubung und sogar

---

1) S. Nawaschin, Ein neues Beispiel der Chalazogamie. Bot. Centralbl. 1895, 63. Bd. Nr. 12. — Ders., Ueber die Befruchtung bei Juglans. Trav. de la soc. imp. des nat. de St. Pétersbourg. XXVIII, 1. — Ders., Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei Lilium Martagon und Fritillaria tenella. Bull. de l'Acad. imp. de sc. de St Pétersbourg. 1898, IX. 4.



Gez. v. G. Karsten.

noch etwas später die Verwachsung der Carpellränder unterblieben, ja vereinzelt fand sich ein völlig offener Zugang, so dass in dieser Hinsicht eine scharfe Grenze einer gymnospermen atropen Samenanlage gegenüber, z. B. von Gnetum, kaum vorhanden war. Mit den Fruchtblättern verwachsen sind die beiden Vorblätter und etwas höher inserirt finden sich die Perigonblätter.[1]) Fig. 1, 2, 5, 9.

Die Fruchtblätter laufen in zwei federige, reich behaarte Narben aus. Diese sind bei Juglans und Pterocarya mit ihren Oberflächen gegeneinander eingerollt, so lange sie noch nicht empfängnissfähig sind. Bei Carya dagegen sind sie von vornherein auswärts gekehrt, und in dieser Lage beharrend, gliedern sich die Narbenflächen nach und nach immer reicher aus. Fig. 3, 6, 7, 10—12.

Sehr eigenartig ist nun die weitere Entwickelung der Samenanlage.[2]) Sie umgibt sich zunächst mit einem ziemlich hoch angelegten Ringwall, dem Integumente; sehr bald darauf aber oder fast gleichzeitig damit, bemerkt man eine zweite ähnliche Ausgestaltung etwas tiefer. (Fig. 1—8.) Doch ist diese zweite nicht immer zu sehen.

Während nun der innere, von allen Autoren als Integument bezeichnete Ringwall sich langsam vergrössert und bei den verschiedenen Formen sehr verschiedene Mächtigkeit erreicht — in den meisten von mir untersuchten Fällen zur Befruchtungszeit jedoch noch nicht über dem Nucellusscheitel zur Mikropylenbildung zusammengeschlossen ist — findet man den zweiten Ringwall nur selten erwähnt. Ich sehe ihn ausdrücklich hervorgehoben nur bei Nawaschin[3]) der von zwei besonders auffallenden, flügelartigen Wucherungen spricht, die an beiden Seiten der Placenta die Ansatzstelle der Samenanlage mit ihren oberen Rändern etwas überragen.

Untersucht man Samenanlagen der vorher genannten Arten in verschiedenem Alter, so findet man diese flügelartigen Wucherungen rings herumgehend um den frei emporwachsenden Nucellus, nur an den Verwachsungsstellen der beiden Carpelle fehlen sie. Je nach der Stellung der Carpelle und Narben zu einander wird man also bei Juglans und Pterocarya[4]) die Wucherung als freien Ringwall antreffen:

---

1) Zu vergleichen ist dazu Eichler. Blüthendiagramme II, 32 ff.

2) cf. dazu Eichler, l. c. und S. Nawaschin, Ein neues Beispiel der Chalazogamie. Bot. Centralbl. 63, Nr. 12, 1895. Sep. 1—4, endlich Cas. de Candolle, Mém. sur la fam. des Juglandées ann. d. sc. nat. bot., sèr. IV, 18, 1862.

3) S. Nawaschin, l. c. pag. 2.

4) Eichler, l. c. pag. 36, gibt eine klare Uebersicht über die verschiedenen Stellungen.

bei jedem Längsschnitt durch die Blüthe mit Ausnahme desjenigen, der rechtwinkelig steht zur Ebene, in welcher die beiden federartigen Narben sich ausbreiten; bei Carya wäre diese eines zweiten Ringwalles entbehrende Stelle um 90° gedreht, doch findet man hier überhaupt veränderte Verhältnisse, auf die später näher einzugehen ist. Meiner Ansicht nach handelt es sich in diesem zweiten Ringwall um ein mit besonderen Functionen betrautes äusseres Integument; ich schreibe demnach den Juglandaceen der Anlage nach zwei Integumente zu, welche in absteigender Folge zur Entwickelung gelangen, wenn auch oft ein fast gleichzeitiges Auftreten vorzuliegen scheint.

Die Verwachsungsstelle der beiden Fruchtblätter ist in der ganzen Reihe der Juglandaceen der Ort, wo die Hauptscheidewand, welche die untere Fruchthälfte durchsetzt, angelegt wird. Und lediglich der frühen Anlage dieser Scheidewand ist es zuzuschreiben, dass hier die Bildung des zweiten Integumentes unterbrochen erscheint. Die eigentliche Bedeutung dieses zweiten Integumentes tritt erst nach erfolgter Befruchtung hervor; es wird dann häufiger zu erwähnen sein. —

Die Bildung des Embryosackes in dem ziemlich mächtigen Nucellus geht meist ohne grosse Umwälzungen von statten. Es pflegt der die Mittellinie einnehmende Zellstrang die Embryosackmutterzelle zu liefern, und diese wird ohne weitere Zelltheilungen und Verdrängungen direct zum Embryosacke, wie sich bei Beginn der Kerntheilungen bald erkennen lässt. In anderen Fällen war aber auch eine eingetretene Theilung der Embryosackmutterzelle nachzuweisen, so dass drei oder vier Tochterzellen entstanden. Die beiden oberen habe ich niemals sich weiterentwickeln sehen, die beiden unteren schienen ziemlich gleiche Chancen zu besitzen.

Endlich ist noch ein anderes Vorkommen für Juglans zu erwähnen. In einer sehr erheblichen Zahl von Fällen fanden sich zwei vollkommen fertig ausgebildete Embryosäcke in der Mittellinie des Nucellus hinter einander vor. Vielfach lagen sie unmittelbar aneinander; sie waren dann offenbar den Abkömmlingen einer Embryosackmutterzelle entsprossen, also dem letztbesprochenen Falle einzuordnen. Oft aber waren viele oder doch mehrere Zelllagen zwischen beide Embryosäcke eingeschoben. Es kann das wohl nur auf zwei weiter aus einander liegende Embryosackmutterzellen zurückgeführt werden, deren jede eine Tochterzelle zur völligen Ausbildung brachte, oder ohne Theilung ihre volle Entwickelung erreichen konnte. Hier mag gleich hinzugefügt sein, dass in jedem hinreichend weit entwickelten Falle die der Chalaza genäherte Eizelle befruchtet gefunden

wurde, der obere Embryosack also unverrichteter Sache zu Grunde gehen musste. Fig. 20.

Das ganze Verhalten deutet, wie mir scheint, darauf hin, dass der Anlage nach ein umfangreiches sporogenes Gewebe vorhanden ist, von dem aus unbekannter Ursache nur spärliche Zellen zur vollen Ausbildung gelangen. Für diese Auslegung spricht auch noch ein näher zu schilderndes Vorkommen, auf das Fig. 18, 19 Bezug haben. In einem derartigen Nucellus von Juglans regia zeigte sich der untere Embryosack, dessen drei Antipodenzellen *(a)* führendes Ende in Fig. 18 zu erkennen ist, von umfangreichem, zu spindelförmiger Streckung gelangtem Gewebe begleitet. Der in Fig. 19 wiedergegebene Schnitt war der Fig. 18 nächst benachbart; er lässt erkennen, dass auch auf der Unterseite des Embryosackes gleiche Zellen sich befanden. Viele dieser Zellen besitzen zwei Zellkerne.

Die einzigen mir bekannten Vergleiche in der Reihe der Angiospermen für solche Zellformen in sporogenem Gewebe finden sich bei Treub[1]) — die Tafel XVIII seiner Casuarinen-Abhandlung z. B. weist in Fig. 1 b, 2 b, 3 b ganz ähnliche Bilder auf — und bei Nawaschin[2]), welcher für Corylus Avellana ein analoges Verhalten schildert. Die Entwickelung von zwei oder mehr völlig entwickelten Embryosäcken ist sonst noch erwähnt von A. Fischer[3]) für Triglochin palustre, D. M. Mottier[4]) für Delphinium tricorne, Joensson[5]) für Waldsteinia und Murbeck[6]) für verschiedene Alchemilla-Arten. In allen diesen Fällen, und ebenso bei den bereits genannten Casuarinen, liegen aber die Embryosäcke mehr oder weniger nebeneinander; sie sind meist direct benachbart, seltener durch eine Zellreihe von einander getrennt. Hier bei Juglans sehen wir sie aber ausnahmslos in der Mittellinie des Nucellus hinter einander angeordnet und durch 5—10 Zellreihen vegetativen Gewebes geschieden. Ich glaube daher ein der Anlage nach umfangreiches sporogenes Gewebe annehmen zu müssen, von dem jedoch in den meisten Fällen nur eine Embryo-

1) M. Treub, Sur les Casuarinées. Ann. de Buitenzorg X, 1891.

2) S. Nawaschin, Corylus Avellana. Bull. de l'Acad. imp. d. sc. de St. Pétersbourg X, Nr. 4. April 1899.

3) A. Fischer, Zur Kenntniss der Embryosackentwickelung. pag. 9. Jen. Zeitschr. f. Naturw. XIV, 1880.

4) D. M. Mottier„ Contrib. to the embryologie of the Ranunculaceae. Bot. Gaz. XX, 1895, pag. 244.

5) Citirt nach Sv. Murbeck, Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lund Univ. Arsskr. 36, 2, Nr. 5, 1901, pag. 26.

6) l. c.

sackmutterzelle hervorgebracht wird. Was für Umstände bisweilen eine so abweichende Entwickelung bedingen, lässt sich nicht angeben.

Die Ausrüstung des Embryosackes bietet nun erhebliche Verschiedenheiten, so dass hier die untersuchten Arten gesondert besprochen werden sollen. Juglans cordiformis, welche ich zuerst untersuchte, lässt nach der ersten Kerntheilung die Kerne an entgegengesetzte Pole des Embryosackes wandern und hier jeden die Theilungen fortsetzen. Die drei Antipodenkerne werden bald von Zellhäuten umhüllt und lagern sich in eine kleine Ausbuchtung des Embryosackes der Chalaza zugewandt. Nur, wenn etwa zwei Embryosäcke unmittelbar an einander gebildet waren, nehmen sie im oberen eine seitliche Stellung ein. Auch die Theilung des oberen Kernes war hier stets regelmässig von statten gegangen. Der Eikern unterschied sich durch Grösse und tiefere Lage beträchtlich von den beiden sehr unscheinbaren Synergidenkernen. Ebenso ragte die Eizelle weit tiefer in den Embryosack hinein als die sehr flach gebauten Synergiden. Die Verschmelzung der beiden Polkerne zum Embryosackkern erfolgte ganz regelmässig und rechtzeitig. Dabei liess sich fast ausnahmslos beobachten, dass der untere Polkern dem oberen ein wenig an Grösse nachstand. Es ist also keinerlei Abweichung gegenüber dem für angiosperme Pflanzen bekannten Schema der Embryosackausrüstung hier zu constatiren.

Ebenso verhält sich Pterocarya fraxinifolia, nur sind ihre Eikerne und Synergidenkerne von grosser Aehnlichkeit.

Juglans regia und Juglans nigra zeigten dagegen ein abweichendes Verhalten. Die Antipodenkerne waren auch hier regelmässig gebildet und, obwohl die Zellbildung etwas auf sich warten liess, möchte ich nicht in Zweifel ziehen, dass es stets dazu gekommen sein wird. Doch gelang es mir bei Juglans regia niemals, mehr als einen Synergidenkern zu finden, welcher an Grösse auch hier hinter dem Eikern zurückblieb. Die Zellbildung trat um beide Kerne sehr spät ein und die beiden Polkerne waren zur Zeit der Befruchtung niemals vereinigt, sondern lagen oft weit aus einander. (Fig. 16.) An Embryosäcken, die unbefruchtet geblieben waren, da ihre Narben gegen Zutritt des Pollens geschützt lagen, und welche etwa drei Wochen nach der Blüthezeit fixirt wurden, liess sich feststellen, dass sich in dem beträchtlich vergrösserten Embryosacke die beiden Polkerne jetzt fest an einander gelagert hatten, so dass sie an der Berührungsfläche abgeplattet waren; eine wirkliche Verschmelzung war aber in keinem Falle eingetreten.

Ich will nun zwar nicht bezweifeln, dass bei regelrechter Weiterentwickelung die Verschmelzung der Polkerne eintreten dürfte, bevor der zweite Kern des Pollenschlauches sich zu ihnen gesellt. Jedoch konnte ich in drei einzelnen Fällen sicherstellen, dass die Zahl der vorhandenen Endospermkerne drei betrug und nur drei; und alle drei waren im Theilungszustande.

Da sich aber die Endospermkerne eines Embryosackes stets gleichzeitig theilen, so ist die Dreizahl nicht ohne Weiteres zu erklären. Nachdem festgestellt war, wie schwer die beiden Polkerne hier zur Vereinigung zu bringen sind, scheint mir die einzig mögliche Deutung des Befundes darin zu liegen, dass hier der zweite generative Kern mit einem Polkerne sich vereinigte. Dieser so gebildete erste Endospermkern theilte sich und der nicht zu Grunde gegangene zweite Polkern nahm von der zweiten Theilung ab an der Endospermbildung theil, so dass hier die Vereinigung eines der freigebliebenen Polkerne mit dem zweiten Pollenschlauchkerne hinreichte, auch den anderen Polkern zur Theilung und Endospermzellbildung anzuregen. Es wäre also damit ein Beispiel gegeben, welches die vorherige Verschmelzung der Polkerne nicht als conditio sine qua non für Endospermbildung verlangt.

Juglans nigra entspricht in Bezug der Polkerne völlig dem, was von Juglans regia ausgesagt worden ist; sie sind zur Befruchtungszeit frei und meist weit von einander entfernt. Dagegen sind zwei Synergidenkerne vorhanden, beide sehr gross und dem Eikern vollkommen gleichend; Zellbildung tritt erst mit der Befruchtung ein. (Fig. 17.) Diese Gruppe von drei gleichen Kernen am Scheitel des Embryosackes scheint mir die sichere Bestimmung des Eikernes vor der Befruchtung zu vereiteln. Freilich stand mir, wie oben gesagt, nur wenig Material der Art zur Verfügung.

Dabei ist zu erwähnen, dass auch Nawaschin[1]) in der genannten Mittheilung, die sich jedoch nur auf Juglans regia bezieht, ein differencirtes Ei zunächst nicht glaubte unterscheiden zu können. Später freilich sagt er in einer Anmerkung[2]): „Nach besser gelungener Fixirung des Embryosackes ist es mir doch gelungen, das Vorhandensein eines differenzirten Eies festzustellen"; aber diese Bemerkung wird sich natürlich auch nur auf Juglans regia beziehen sollen. In

1) l. c. Bot. Centralbl. pag. 4 d. Sep.

2) Nawaschin, Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei Lilium Martagon und Fritillaria tenella. Bull. de l'Acad. imp. d. sc. de St. Pétersbourg. 1898, Nov., pag. 381.

einer dritten russisch geschriebenen Mittheilung mit Deutschem Résumé,[1]) welche auf die generativen Kerne aufmerksam macht, steht über diese Frage nichts weiter bemerkt.

Dagegen hat Nawaschin[2]) bei der ausführlichen Besprechung der Befruchtungsvorgänge von Corylus ein Verhalten hervorgehoben, das vollkommen demjenigen von Juglans nigra gleicht. Er sagt dort: „Im reifen Embryosacke lässt sich der Eiapparat als solcher nicht entdecken, indem er durch eine Protoplasmaansammlung und darin eingelagerte freie Zellkerne vertreten wird.“ —

Wie Nawaschin bereits für Juglans regia und Juglans nigra festgestellt hatte, dringt der Pollenschlauch nach meinen Beobachtungen bei allen untersuchten Juglansarten, wie bei Pterocarya durch die „flügelartige Wucherung“, unser „äusseres Integument“, hindurch in die Nucellusbasis ein. (Fig. 21.) Er hält sich hier meist ziemlich in der Mitte, steigt wohl an der Aussenwand des Embryosackes selbst entlang aufwärts und legt sich breit über das obere Embryosackende, oft zu einer blasigen Aufstülpung anschwellend. (Fig. 16.) Hier findet man leicht die beiden generativen Kerne des Pollenschlauches auf. In allen Fällen, in denen ich sie beobachten konnte, waren es ziemlich kleine, rundlich-ovale Kerne; bei Juglans cordiformis mit scharf hervortretendem Nucleolus; bei Juglans regia und Pterocarya mehr homogen erscheinend. Ich konnte sie auch in den Embryosack eingedrungen leicht auffinden, den einen im Begriff mit dem Embryosackkern zu verschmelzen, den anderen in unmittelbarer Berührung mit der Eizelle. Dabei möchte ich hervorheben, dass die „vegetative Befruchtung“ stets vor der Befruchtung des Eies erfolgt. Mit dem Moment ihres Uebertrittes in den Embryosack erfährt eine der (oder die eine — Juglans regia) Synergiden eine Trübung.

Niemals konnte ich aber die von Nawaschin[3]) gezeichnete Spiralwindung der generativen Kerne sehen; auch waren die Dimensionen erheblich geringer. Dabei muss ich freilich zugeben, dass ich bei Juglans nigra, auf welche sich Nawaschin's Angabe und Zeichnung speciell beziehen, keine hinreichenden Beobachtungen über die generativen Kerne anstellen konnte.

Von einigem Interesse sind nun noch weitere bisher nicht näher besprochene Aenderungen innerhalb der Samenanlage, die besonders an

1) Travaux de la soc. imp. d. nat. de St. Pétersbourg. XXVIII, 1. Sep.

2) Zur Entwickelungsgeschichte der Chalazogamen. Corylus Avellana. Bull. etc. X, 375—91. 1899.

3) S. Nawaschin, Travaux de la soc. imp. des nat. de St. Pétersbourg. XXVIII.

das äussere Integument anknüpfen. Wir verliessen den Nucellus als einen aus dem ihn ringwallartig umgebenden inneren Integument hervorschauenden Kegel, der unten an zwei einander gegenüberliegenden Stellen mit den Nähten der Carpelle verwachsen ist, am übrigen freien Umkreise von einem zweiten Ringwall, dem äusseren Integumente, umhüllt wird. Das innere Integument schliesst langsam über dem Scheitel des Nucellus zusammen. Das äussere Integument zeigt eine sehr starke Zellvermehrung und füllt alle Räume der Fruchtknotenhöhlung in kurzer Zeit aus. Es erreicht zur Zeit der Befruchtung oft mehr als die halbe Höhe des inneren Integumentes. (Fig. 4, 7, 8, 21.) Dann aber tritt eine wesentliche Veränderung ein, welche darin besteht, dass innerhalb der Frucht eine Stielbildung der Samenanlage erfolgt. Es ist das sog. „Mittelsäulchen" der Autoren, welches die Gefässbündel führt und die Samenanlage als Abschluss auf dem Gipfel trägt. Durch die Streckung des Mittelsäulchens wird der Nucellusscheitel fest gegen die ihn oben umgebenden Gewebepartieen der Carpelle gepresst. So bleibt hier kein freier Raum vorhanden. (Fig. 3, 4, 21.) Dagegen wächst das äussere Integument jetzt entsprechend der fortdauernden Stielbildung nach u n t e n und füllt gleichzeitig nach den Seiten hin die sich mehr und mehr erweiternden Innenräume stets sofort wieder prall aus. Ebenso und in gleichem Maasse wächst auch die Scheidewand mit, welche an das Mittelsäulchen fest anschliessend das äussere Integument in seine beiden Hälften zerlegt.

Während langer Zeit bleibt diese Art der Wachsthumsvertheilung erhalten und ebenso lange wächst der Embryosack sehr langsam; der Embryo ist noch in Fig. 14, 15 auf 2—3 Zellen beschränkt geblieben. Ist aber die definitive Grösse der Frucht etwa zu $^2/_3$ erreicht, so geht die Function des äusseren Integumentes zu Ende. Es hat beiderseits der Mittelscheidewand zwei grosse Räume ausgefüllt (Fig. 14), in welche jetzt der plötzlich mächtig heranwachsende Embryosack eindringt. Vor seinem Anwachsen zerfällt das Gewebe des äusseren Integumentes zu einer mulmigen Masse. Die Scheidewand dagegen (Fig. 15) und die umgebenden Partieen der Carpelle werden zu hartem Sklerenchymgewebe. Das hier als äusseres Integument bezeichnete Gewebe hat also die Function, vorläufig die später vom Embryosacke resp. den Cotyledonen des Keimlings auszufüllenden Räume auszuformen und gegen Einwuchern anderen Gewebes zu sichern. So ist es innerhalb der Gattungen Juglans und Pterocarya.

Bei Carya (Fig. 9—13) dagegen verwächst das äussere Integument, sobald es gerade als halbhoher Ringwall in Erscheinung ge-

treten ist, allseitig mit seinem oberen Rande fest gegen das anliegende Gewebe der Carpellinnenwände. Auf diese Weise werden die ausserhalb des äusseren Integumentes vorhandenen Hohlräume durch Gewebepartieen von einander abgesondert. Sie bleiben als Hohlräume erhalten und nehmen proportional an der Vergrösserung der Frucht theil. Es ist eine Vereinfachung des Verfahrens eingetreten, welche die Function des äusseren Integumentes sehr einengt und seine Gegenwart auf die allerersten Entwickelungsstufen beschränkt.

Die Trennung der beiden Theile der Fruchtschale erfolgt bei Juglans in der Linie des Gefässbündelverlaufes. In Fig. 14 uud 15 sieht man die in den Längsschnitten getroffenen Bündel von den unteren Hauptbündeln abzweigen und am Scheitel wieder zusammentreffen. Das ganze innerhalb der Bündel liegende Gewebe lässt die einzelnen parenchymatischen Zellen zu wurmförmig sich durcheinander windenden Zellsträngen auswachsen. Sie bilden ein dichtes Geflecht, in dem die Wandmasse gegenüber dem Zelllumen stets zunimmt. Schliesslich wird vermuthlich durch Einlagerung von Holz- und Korkstoff, also chemische Veränderung und gleichzeitige Verdickung der Zellwände, die harte Steinschale von Juglans gebildet, welche sich in der oben bezeichneten Linie von der äusseren Fruchtschale, die einen mehr fleischigen Charakter bewahrt hat, trennt. Die vertieften Längsriefen auf der Nussschale sind demnach als Spuren der ursprünglichen die Carpelle durchziehenden Hauptgefässbündel aufzufassen.

II. Stellung der Juglandaceen im System.

Die gegebene Skizze von dem Entwickelungsgange einiger Juglandaceen ist unvollständig. Vor Allem hätte ich gewünscht, Caryaarten bezüglich ihrer Embryosackentwickelung untersuchen zu können, doch gelang es mir nur, ganz junges Material der Gattung zu erhalten.

Immerhin geht aus den wiedergegebenen Resultaten so viel hervor, dass die Familie der Juglandaceen in ihren einzelnen Gliedern auf verschiedener Höhe des angiospermen Typus steht, und das ist der Punkt, auf den ich das Interesse leiten wollte. Während sich Juglans cordiformis und Pterocarya (wahrscheinlich auch Carya) bezüglich ihrer Embryosackausrüstung in keinem wesentlichen Charakter von den übrigen Angiospermen unterscheiden, sind Juglans nigra und Juglans regia mit einigen wesentlichen Abweichungen behaftet. Diese bestehen darin, dass

1. Eizelle und Synergiden bei Juglans nigra vor der Befruchtung,

ebenso wie bei Corylus nach Nawaschin's Angabe nicht zweifellos zu unterscheiden sind, weil die Zellbildung erst im letzten Moment eintritt, während bis dahin nur drei freie Kerne festgestellt werden konnten;

2. unterbleibt die Verschmelzung der beiden Polkerne sehr lange;

3. konnte für einzelne Fälle mit einem sehr hohen Grade von Wahrscheinlichkeit angegeben werden, dass diese Vereinigung überhaupt ausbleibt. Die regelrechte Endospermbildung wird dann durch Verschmelzung des einen generativen Kernes mit einem der beiden freien Polkerne angeregt und der zweite dieser Polkerne wird dadurch veranlasst, auch seinerseits in Theilung einzutreten; endlich ist dann noch hinzuzufügen als

4., dass bei zwei untersuchten Juglansarten das Vorkommen eines umfangreichen sporogenen Gewebes sichergestellt werden konnte, welches allerdings nur selten in Erscheinung tritt. Dort aber, wo es vorkommt, erinnert es an Corylus, Casuarina und die Gnetaceen in der Eigenart der gebildeten Zellformen, wie der Reichhaltigkeit seiner Produkte.

Wie in jedem derartigen Falle entsteht also die Frage, kann man in diesen Abweichungen irgendwelche Anzeichen eines noch rudimentären Zustandes erblicken, der eine Anknüpfung an niedere Formen erlaubt, oder haben wir es mit Rückbildungen, mit Reductionserscheinungen zu thun?

Es kann nicht geleugnet werden, dass sich für die Auffassung der Juglandaceen als eines reducirten Typus verschiedene, gewichtige Gründe ins Feld führen lassen. Bereits von C. de Candolle[1]) wurde auf das Vorkommen von hermaphroditen Blüthen bei Juglans, Carya, Engelhardtia hingewiesen; Eichler[2]) fand solche bei Pterocarya. Wenn Eichler meint, es käme das nur in männlichen Inflorescenzen vor, so ist das ein Irrthum. Ich habe für Pterocarya, Juglans cordiformis, Juglans regia in rein weiblichen Inflorescenzen Spuren früherer männlicher Organe sehr deutlich gefunden. Es sind häufiger, als es bei oberflächlicher Untersuchung den Anschein hat, die Perigonblätter, deren Zahl dann vermehrt zu sein pflegt, mit den Anlagen deutlicher Pollenfächer versehen. In verschiedenen Fällen traf ich solche Pollenfächer, in denen die Pollenmutterzellen deutlich zu erkennen waren; in einzelnen Fällen war ihre Theilung auch bereits erfolgt und das Fach mit Pollenkörnern gefüllt. Freilich dürften

---

1) l. c. pag. 17.

2) l. c. pag. 32 Anm. u. pag. 36 Anm.

diese sämmtlich functionsunfähig gewesen sein, da sie meist verdrückt und inhaltsarm erschienen. Immerhin ist die Anlage reducirter männlicher Organe in weiblichen Inflorescenzen damit erwiesen.

Ausserdem kamen häufiger Missbildungen vor, die an eine frühere Periode mit zwei Samenanlagen im Fruchtknoten denken lassen; nur in einem Falle aber konnten für Juglans cordiformis wirklich zwei wohlausgebildete Nucellen mit je einem normal entwickelten Embryosack nachgewiesen werden. Der Fruchtknoten war dabei einfächerig geblieben.

Es lässt sich demnach kaum von der Hand weisen, dass die Juglandaceen morphologisch in Reduction ihrer Blüthen begriffen sind oder doch ein solches Zeitalter vor Kurzem durchgemacht haben. Das schliesst aber keineswegs aus, dass wir in ihnen trotzdem Vertreter relativ niedriger Angiospermentypen vor uns haben, die vielleicht in diesem oder jenem Punkte noch einen Anschluss nach unten ahnen lassen können.

Für Versuche nach dieser Richtung hin kommen von den vorher aufgezählten Abweichungen dem angiospermen Schema gegenüber in Betracht nur der erste Punkt: die drei freien Kerne im oberen Theil des Embryosackes vor der Befruchtung und der dritte Punkt: die anormale Art der Endospermbildung in einzelnen Fällen, speciell die durch Befruchtung des einen Polkernes auf den anderen gleichen Kern ausgeübte Anregung auch seinerseits in Theilung einzutreten und sich an der Endospermbildung zu betheiligen. Zur Erläuterung dessen, was mir dabei vorschwebt, bedarf es jedoch eines etwas weiteren Ausholens.

Für die Anknüpfung der Angiospermen an die Gymnospermen scheint von allen Gnetaceen nur die Gattung Gnetum in Betracht kommen zu können; Ephedra [1]) ist noch vollständig auf dem typisch gymnospermen Entwickelungsstadium ihres Embryosackes stehen geblieben. Welwitschia [2]) weicht von Allem sonst Bekannten so weit ab, dass es eine völlig isolirte Form darstellt, welche ihren Platz deutlich zwischen Ephedra und Gnetum hat, und nur Gnetum besitzt eine gewisse Hinneigung zu den Angiospermen. Wie s. Zt. gezeigt wurde [3]), ist der Besitz zahlreicher freier Zellkerne im ganzen Embryosack,

---

1) E. Strasburger. Coniferen und Gnetaceen. 1872 pag. 76.

2) E. Strasburger, l. c. pag. 91.

3) G. Karsten, Zur Entwickelungsgeschichte der Gattung Gnetum. F. Cohn's Beiträge z. Biologie d. Pflanzen. VI, 1893.

speciell im oberen Theil charakteristisch für Gnetum. Durch Lotsy[1]) wurde unsere Kenntniss erweitert mit der Beobachtung, dass die älteste und einzig baumförmige Species, Gnetum Gnemon, einen unteren mit festem Prothalliumgewebe erfüllten Theil des Embryosackes von einem oberen nur mit freien Kernen versehenen unterscheiden lässt.

Diesen freien Kernen fällt nun eine doppelte Aufgabe zu. Sie stellen zunächst Eikerne dar und es sind immer mehrere, welche im normalen Verlauf zur Erfüllung dieser Aufgabe auserlesen werden, da ja bereits ein einziger Pollenschlauch zwei Eikerne befruchtet. Die übrig bleibenden werden zu Endospermkernen und zwar ist mit dem Eintreten der Zygotenbildung die Auslösung für den Beginn der Endospermbildung gegeben.

Hier muss ich hinzufügen, dass diese doppelte Bedeutung und Aufgabe der freien Kerne offenbar bei Gnetum Gnemon weniger auffallend ist als bei den übrigen Gnetumarten. Lotsy[2]) gibt für die Endospermzellen im oberen Embryosack an, dass ihre Zahl verschieden gross ist, ja dass in manchen Fällen nur eine oder zwei, wie er sagt „retarded prothallium-cells", gebildet würden. Um so mehr kann ich für die doppelte Rolle der freien Kerne auf die von mir untersuchten Arten hinweisen, welche freilich die Prothalliumbildung im Chalazaende[3]) vor der Befruchtung nur selten und niemals in dem Maasse wie Gnetum Gnemon zeigen, dafür aber die freien Kerne ihrer zweiten Aufgabe um so mehr gerecht werden lassen.[4])

Mit der Gattung Gnetum tritt also als wesentlich neu in die Entwickelung ein die Endospermbildung im Anschluss an die Befruchtung. Besonders nach den Angaben von Lotsy ist in ganz ähnlicher Weise wie bei den gesammten Angiospermen der Vorgang der „fractionirten Prothalliumbildung", wie Strasburger[5]) es genannt hat, auch bei Gnetum Gnemon vorhanden. Es wird im Embryosacke zunächst eine Anzahl freier Kerne entwickelt und die untere

---

1) J. Lotsy, Contributions to the life-history of the genus Gnetum. Ann. de Buitenzorg 2. sér. I, 1899.

2) l. c. pag. 97.

3) l. c. pag. 357.

4) l. c. pag. 372.

5) E. Strasburger, Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung" bei den Angiospermen. Bot. Ztg. II, 1900, pag. 18. Ueber Prothallium und Endosperm ibidem pag. 22.

Ausbauchung füllt sich alsbald mit Prothallium-Zellen aus, während die obere Hälfte erst nach vollzogener Befruchtung Endospermgewebe bilden wird. Ganz so werden bei den Angiospermen zunächst die Antipoden angelegt, deren Deutung als Prothallium ich mich also jetzt anschliesse, die Endospermbildung dagegen bis nach erfolgter Befruchtung verschoben. Dass die Einzahl der Eizelle fest begrenzt ist, dass die den Eikernen von Gnetum zufallende zweite Rolle auf besondere Kerne, die Polkerne, resp. ihr Vereinigungsprodukt, den Embryosackkern, abgewälzt wird, entspricht dem Princip der Arbeitstheilung.

In der Vereinigung dieser Polkerne ist lediglich ein vegetativer Vorgang zu erblicken. Vor Allem ist, wie Murbeck[1]) eingehender gezeigt hat, die Endospermbildung nicht etwa von einer Polkernverschmelzung abhängig, andererseits ist aber das Ausbleiben der Vereinigung auch nicht für Parthenogenese ausschliesslich charakteristisch wie Juel[2]) zunächst angenommen hatte. Vielmehr ist es der von Strasburger[3]) als „vegetative Befruchtung“ bezeichnete Vorgang der Vereinigung des Embryosackkernes mit dem zweiten generativen Kern des Pollenschlauches, welcher, wie Nawaschin[4]) zuerst nachwies, die Endospermbildung anregt. Und das Bedürfniss einer solchen Anregung ist als für die Angiospermen allgemein (bis auf Casuarina?) vorhanden anzunehmen[5]); es bildet einen wesentlichen Unterschied gegenüber Gnetum und ist von Strasburger[6]) mit hoher Wahrscheinlichkeit auf das Princip der Sparsamkeit zurückgeführt worden.

Greifen wir jetzt noch einmal auf die beiden vorher angeführten Punkte in der Entwickelung unserer Juglandaceen zurück. Bei Juglans nigra waren statt des normalen Eiapparates nur drei freie Kerne

1) Sv. Murbeck, Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lund 1901, pag. 30.

2) H. O. Juel, Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria. Kg. Svensk. Ak. Handl. 33, V, pag. 46—47 und Nachtrag.

3) l. c. Bot. Ztg. II, 1900, pag. 12.

4) S. Nawaschin, Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei Lilium Martagon und Fritillaria tenella. Bull. de l'Acad. imp. de St. Pétersbourg. 1898, IX, 4. — L. Guignard, Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. Comptes rendues. Avril 1899.

5) S. Nawaschin, Ueber die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dikotylen. Ber. d. D. bot. Ges. 1900, pag. 224. — L. Guignard, L'appareil sexuel et la double fécondation dans les tulipes. Ann. d. sc. nat. 8. sér. XI, 365.

6) l. c. Bot. II, Ztg. 1900, pag. 18.

am Scheitel des Embryosackes vorhanden; dasselbe Verhalten ist für Corylus Avellana bereits bekannt. Erst im Momente der Befruchtung tritt die Eizelle hervor, während vorher der Eikern nicht zweifelsohne veranschaulicht werden konnte. Was hier in der ontogenetischen Entwickelung nachgewiesen wurde, könnte es nicht einen Fingerzeig für die Phylogenie geben?

„Die Archegonien sind bei Gnetum auf nackte Kerne reducirt, bei den Angiospermen findet man dagegen noch die Eizelle, daher kann Gnetum in dem Stammbaum der Angiospermen keine Stelle finden". Das ist ungefähr der Schluss, den Lotsy[1]) macht. Ich meine unter Zuhilfenahme der bei Juglans nigra und Corylus vorkommenden Verhältnisse braucht man diesen Schluss nicht als zwingend anzuerkennen. Es liesse sich immer noch von den nackten Kernen der Weg zur Eizelle zurückfinden.

Auch Strasburger[2]) fasst „die Vorgänge, wie sie Gnetum und die Angiospermen bieten, als verschieden, als die Endglieder getrennter Entwickelungsreihen auf. Der Zustand von Gnetum wurde auf dem Wege fortschreitender Reductionen der Archegonien erreicht. Schon Welwitschia bietet an Stelle dieser Archegonien nur behüllte Eier im oberen Embryosackende. Bei Gnetum bleibt der ganze obere Theil des Embryosackes frei von Prothalliumzellen und führt statt dessen zahlreiche nackte Eier". Strasburger geht dann genauer auf den von Guignard[3]) beschriebenen abnormen Fall der Tulpen ein und legt das Schwergewicht auf den Nachweis, dass trotz anscheinender Gleichwerthigkeit die Kerne auch bei Tulipa von vornherein unterscheidbar seien, wenigstens Eikern, Synergiden und unterer Polkern nach den Angaben von Guignard, und dass jedem seine Rolle genau vorgezeichnet sei. Es soll das hier in keiner Weise bestritten werden, vielmehr ist es dankbar anzuerkennen, dass Guignard's Beobachtungen die Möglichkeit zu so eingehender Feststellung lieferten. Zugleich möchte ich aber eine frühere Aeusserung Strasburger's[4]) hier anführen, welche die von anderer Seite her bestehenden ebenso grossen Schwierigkeiten einem früheren Abschnitte unserer Erfahrungen entsprechend mehr in den Vordergrund schiebt: „Als Kanalzellen können die Gehülfinnen aber auch nicht gedeutet

1) J. Lotsy, Contributions to the life-history of the genus Gnetum. Ann. de Buitenzorg. 2. sér. I, pag. 103.

2) E. Strasburger, Bot. Ztg. II, 1900, pag. 17 des Sep.

3) L. Guignard, Les tulipes, l. c.

4) E. Strasburger, Ueber Befruchtung und Zelltheilung 1878, pag. 73.

werden; denn abgesehen von der ganz verschiedenen Function sehen wir auch, dass dieselben nicht vom Ei abgegeben werden, vielmehr einem besonderen Theilungsschritt ihre Entstehung verdanken." Das ist zu einer Zeit geschrieben, in der man noch keinerlei Kenntniss von den Vorgängen im Embryosacke von Gnetum hatte.

So gewagt es nun auch erscheinen mag, der Autorität Strasburger's zu widersprechen, dem wir neben Hofmeister am meisten Dank für die Klarlegung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Gymnospermen nach unten und oben schuldig sind, so kann ich doch nicht unterlassen, zu sagen, dass meiner Ansicht nach die Anknüpfung der Angiospermen an Gnetum, und zwar Gnetum Gnemon, möglich ist und mir als einziger Weg erscheint, eine Klarstellung nach allen Seiten hin zu erzielen.

Die den Kernen des oberen Embryosackes hier zufallende doppelte Rolle habe ich bereits geschildert. Die Verschiedenheit im Verhalten der Arten, die mir s. Zt. zu Gebote standen, gegenüber Gnetum Gnemon, wie Lotsy es beschreibt, ist lehrreich, insoferne man daraus ersieht, dass Reduction des „Prothalliums" zu einer Vermehrung resp. grösseren Sicherstellung der „Endospermbildung" führt. Wenn wir nun an diese Verhältnisse anknüpfend die Zahlenreduction der oftmals vielen hundert Kerne bei Gnetum bis auf die acht Kerne bei den Angiospermen uns eintreten denken, so ist es ja völlig richtig, dass sich strenge Homologieen der einzelnen Kerne nicht durchführen lassen. Und es ist ebenso selbstverständlich, dass der Zahlenreduction eine stricte Arbeitstheilung parallel gehen muss. Durch Beschränkung der Aufgabe für den einzelnen Kern leistet der Embryosack dann mit wenigen Kernen schliesslich doch dasselbe wie vorher.

Macht man sich andererseits die von Strasburger früher geschilderten Schwierigkeiten der Ableitung der Synergiden aus dem Archegonium klar, so scheint mir auch hier die Anlehnung an Gnetum via Corylus und Juglans nigra leichter zu sein und der Annahme einer Neubildung vorzuziehen. Es würden die Synergiden eben secundären Eikernen von Gnetum entsprechen, denen im Angiospermenschema eine modificirte Rolle zufällt.[1])

Dass endlich der Schwesterkern des angiospermen Eikernes Polkern werden musste, mag sich aus der Einführung der „vegetativen Befruchtung" erklären lassen. Es werden jetzt zwei Schwesterkerne durch zwei Bruderkerne befruchtet.

---

1) „Die Rolle von Vermittlerinnen beim Vorgang der Befruchtung." E. Strasburger, Bot. Ztg. II, 1900. l. c. pag. 18.

Hier könnte auch das vorher als dritter Punkt geschilderte Verhalten einiger Individuen bei Juglans regia eine Ueberleitung bilden, falls sich nachweisen liesse, dass der eine Polkern, der den zweiten generativen Kern aufnahm und damit für den anderen freigebliebenen Polkern die Anregung zur weiteren Theilung gab, der Schwesterkern des Eikernes, also der *obere* Polkern war.

Es wäre nach dieser Auffassung die gesammte Initiative, wenn ich so sagen darf, für Weiterentwickelung von Embryo und Endosperm in zwei Schwesterkernen localisirt und bei beiden von ihrer Befruchtung abhängig gemacht. Die meist zu beobachtende Verschmelzung der beiden Polkerne wäre nur als ein „reinen Tisch machen“ im Embryosacke aufzufassen, wie es ja auch allgemein als vegetativer Vorgang gedeutet wird. Dass ferner z. B. bei Balanophora [1]) gerade der *obere* Polkern die ausschlaggebende Rolle spielt, wäre darnach sehr wohl verständlich.

Wenn wir also jetzt für die hier versuchte Ableitung der Angiospermen eine Gleichung aufstellen, so würde sie etwa so lauten müssen:

Gnetum-Embryosack	=	angiospermer Embryosack.
Prothallium im unteren Theil	=	Antipoden.
Eikerne	=	Eizelle + Synergiden.
Endospermkerne	=	Polkerne resp. Embryosackkern.
Auslösung der Embryo- und Endospermbildung durch die Befruchtung mindestens zweier Eikerne	=	Auslösung für Embryoentwickelung durch Befruchtung der Eizelle, — für Endospermbildung durch „vegetative Befruchtung“.

Der letzte theoretisch unanfechtbare Satz auf der Gnetum-Seite wäre für die Praxis freilich erst noch zu erweisen. Immerhin öffnet sich, wie mir scheint, hier ein Ausblick, wie man sich das Zustandekommen der plötzlich bei den Angiospermen auftauchenden „vegetativen Befruchtung“ würde erklären können.

Liess man bisher die Angiospermen von einer nicht näher bestimmten Stelle, sei es der Gnetaceen, oder wie Lotsy der Gymnospermen mit Ausschluss der Gnetaceen abzweigen, so wäre jetzt, falls die hier dargelegte Anschauung Boden gewinnen sollte, die Ableitung von Gnetum Gnemon aus vorzunehmen. In beiden Seitenzweigen wird das grosse „*Prothallium*“gewebe von Gnetum Gnemon zurückgebildet; an seine Stelle tritt das hier noch wenig entwickelte *Endosperm*“. Während aber für die verschiedenen weiteren Gnetum-

1) M. Treub, L'organe femelle et l'apogamie du Balanophora elongata. Bl. Ann. de Buitenzorg. XV, 1898 pag. 1.

Arten die Befruchtung von zwei Eikernen hinreicht auch die Bildung des Endosperms einzuleiten, ist bei den Angiospermen ausser der Eizelle, die den Embryo liefert, auch noch der Embryosackkern zu befruchten, um dem Embryo in dem zu bildenden Endosperm die nöthige Nahrung zu verschaffen.

Zum Schlusse seien hier die für mich ausschlaggebenden Gründe für den hier gemachten Ableitungsversuch noch kurz wiederholt. Sie bestehen darin:

1. dass Gnetum Gnemon mit den Angiospermen fractionirte Prothalliumbildung theilt, während die übrigen Gnetum-Arten ihrer mehr oder weniger entbehren;

2. dass Eizelle wie Polkerne ihrer Function nach in den Kernen des oberen Embryosackabschnittes der Gnetum-Arten bereits enthalten sind, und dass an einzelnen Punkten der unteren Reihen der Angiospermen ebenfalls statt der Eizelle sich ein Eikern vorfindet. Die in solchem Falle vorhandenen secundären Eikerne, welche den Synergidenzellen der normalen Angiospermen entsprechen, lassen sich, wenn auch nicht ihrer Function nach, so doch morphologisch von Gnetum aus leicht, sonst gar nicht ableiten;

3. dass für das Auftreten der vegetativen Befruchtung das entsprechende Vorbild vielleicht darin gefunden werden kann, dass im Gnetum-Embryosack theoretisch stets zwei der nackten Eikerne befruchtet werden müssen.

Zieht man nun das Resultat aus allem, so wäre hervorzuheben, dass den Juglandaceen die ihnen von Engler[1]) eingeräumte Stelle unter den niedersten Familien der Angiospermen zweifellos erhalten bleiben muss. Ob sie den Piperaceen voranzusetzen wären, ist noch kaum zu entscheiden. Sollten sich in der Reihe der letzteren aber noch weiter ähnliche Fälle auffinden lassen, wie sie für Peperomia[2]) bekannt geworden sind, so würde dadurch meiner Ansicht nach auch vom entwickelungsgeschichtlichen Standpunkt dargethan sein, dass die Piperaceen im Alter den Juglandaceen voranstehen, wie es ebenfalls in ihrer Stellung im Engler-Prantl Ausdruck gefunden hat. Ob nicht auch Casuarina einer erneuten Untersuchung Anknüpfungspunkte bieten könnte, muss einstweilen dahingestellt bleiben. Das Entscheidende

---

1) Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien III, 1.

2) Douglas H. Campbell, Die Entwickelung des Embryosackes von Peperomia pellucida Knuth. Ber. d. D. bot. Ges. 1899, pag. 452. — Duncan S. Johnson, On the endosperm and embryo of Peperomia pellucida Bot. Gaz. XXX. pag. 1, 1900.

läge in der Frage, ob auch hier fractionirte Prothalliumbildung nachweisbar sein wird. Dieser Punkt ist zwar von Treub in seiner sorgfältigen Untersuchung vollauf berücksichtigt worden, trotzdem ist er der vielleicht am mindesten geklärte der schönen Arbeit geblieben. Die Wichtigkeit einer Entscheidung darüber ist aber durch die inzwischen gemachte Entdeckung der „vegetativen Befruchtung“ noch erheblich gesteigert worden.

Bonn, December 1901.

Figurenerklärung.

Fig. 1—4. Juglans cordiformis Maxim.

„ 5—8. Pterocarya fraxinifolia.

„ 9—13. Carya amara.

„ 1—12. Längsschnitte durch weibliche Blüthenanlagen, median in der Ausbreitungsebene ihrer Narben geführt.

„ 13. Nicht median, gibt nur den von den Gefässbündeln abgegrenzten Theil. Fig. 1—13 = 7,5 : 1.

„ 14. Juglans regia, ca. 2:1. Medianer Längsschnitt durch eine junge Frucht, rechtwinkelig zur Hauptscheidewand geführt.

„ 15. Juglans regia, ca. 2:1. Ebenso, aber in der Ebene der Hauptscheidewand geführt.

„ 16. Juglans regia. 250:1. Embryosack mit Antipoden, Polkernen und Eizelle. Ein von der Chalaza herkommender Pollenschlauch *p* hat einen seitlichen Zweig an die Embryosackwandung getrieben, sich dann aber über den Embryosackscheitel gelegt und blasenartig erweitert; zwei kleine generative Kerne hier sichtbar.

„ 17. Juglans nigra. 500:1. Embryosack kurz vor der Befruchtung durch den am Scheitel sichtbaren Pollenschlauch *p*. Drei freie Kerne am Scheitel, zwei freie Polkerne.

„ 18, 19. Juglans regia. Theile von sporogenem Gewebe neben einem ausgebildeten Embryosack, dessen Antipodenzellen *(a)* in Fig. 18 sichtbar sind; aus einem Nucellus mit zwei Embryosäcken. 160:1.

„ 20. Juglans cordiformis. Nucellus mit zwei Embryosäcken, deren unterer befruchtet ist. 65:1.

„ 21. Juglans regia. Skizze einer Samenanlage im Längsschnitt mit innerem Integument *(ii)* und äusserem *(ai)*. Der Embryosack ist von zwei Pollenschläuchen *(p)* erreicht worden. 35:1.

Das Hydrosimeter,

ein Apparat, um unter constantem Druck Flüssigkeiten in Pflanzen zu pressen.

Von

Dr. J. W. Moll.

Mit einer Abbildung im Text.

Vor längerer Zeit publicirte ich „Untersuchungen über Tropfenausscheidung und Injection bei Blättern“ [1]), durch welche es mir gelang, die Bedeutung der Wasserausscheidung für das Leben der Pflanze klar zu legen. Die zu diesem Resultate führenden Versuche wurden grösstentheils mit abgeschnittenen Pflanzentheilen gemacht, in welche das Wasser durch Quecksilberdruck gepresst wurde.

Der zu diesem Zwecke benutzte Apparat war sehr einfach und bestand wesentlich nur aus einem U-Rohr mit langem und kurzem Schenkel. Auf dem kurzen Schenkel des mit Wasser gefüllten Rohrs wurde der Zweig befestigt, und dann in den anderen Schenkel so viel Quecksilber gegossen, bis der gewünschte Druck erreicht war. Solche Apparate werden in allen Laboratorien bei Versuchen dieser Art benutzt; sie sind aber sehr primitiv, zumal weil der Druck in ihnen, sobald Wasser von der Pflanze aufgenommen wird, fortwährend wechselt und bald, durch das Sinken des Quecksilbers im langen und das Steigen im kurzen Schenkel, ganz aufhört. Auch die Messung der Quantität Flüssigkeit, welche durch den Versuchszweig aufgenommen wird, fällt bei solchen Apparaten nur sehr ungenau aus.

Obgleich die Einrichtung für den damals beabsichtigten Zweck genügte, habe ich mir doch die Frage gestellt, ob es nicht möglich sein würde, einen besseren Apparat zu construiren, mit dem die Einpressung des Wassers unter constantem Druck erfolgen könnte, und der zugleich gestatten würde in jedem Augenblick das Volumen des eingepressten Wassers genau zu messen. Es schien mir, dass bei verschiedenen botanischen Untersuchungen ein solcher Apparat gute Dienste leisten könnte, und so ist ein solcher zu stande gekommen, den ich jetzt unter dem Namen Hydrosimeter [2]) beschreiben will.

Das Prinzip dieses Apparates ist folgendes. Oben befindet sich ein Quecksilberreservoir, wie eine Mariotte'sche Flasche eingerichtet; dieses Reservoir kann höher und niedriger gestellt werden. So wird

---

1) Versl. en Meded. d. Kon. Akad. v. Wetensch. in Amsterdam. Afd. Natuurk. 2e reeks, Dl. XV. 1880.

2) Aus ὕδωρ = Wasser und ὦσις = Stoss.

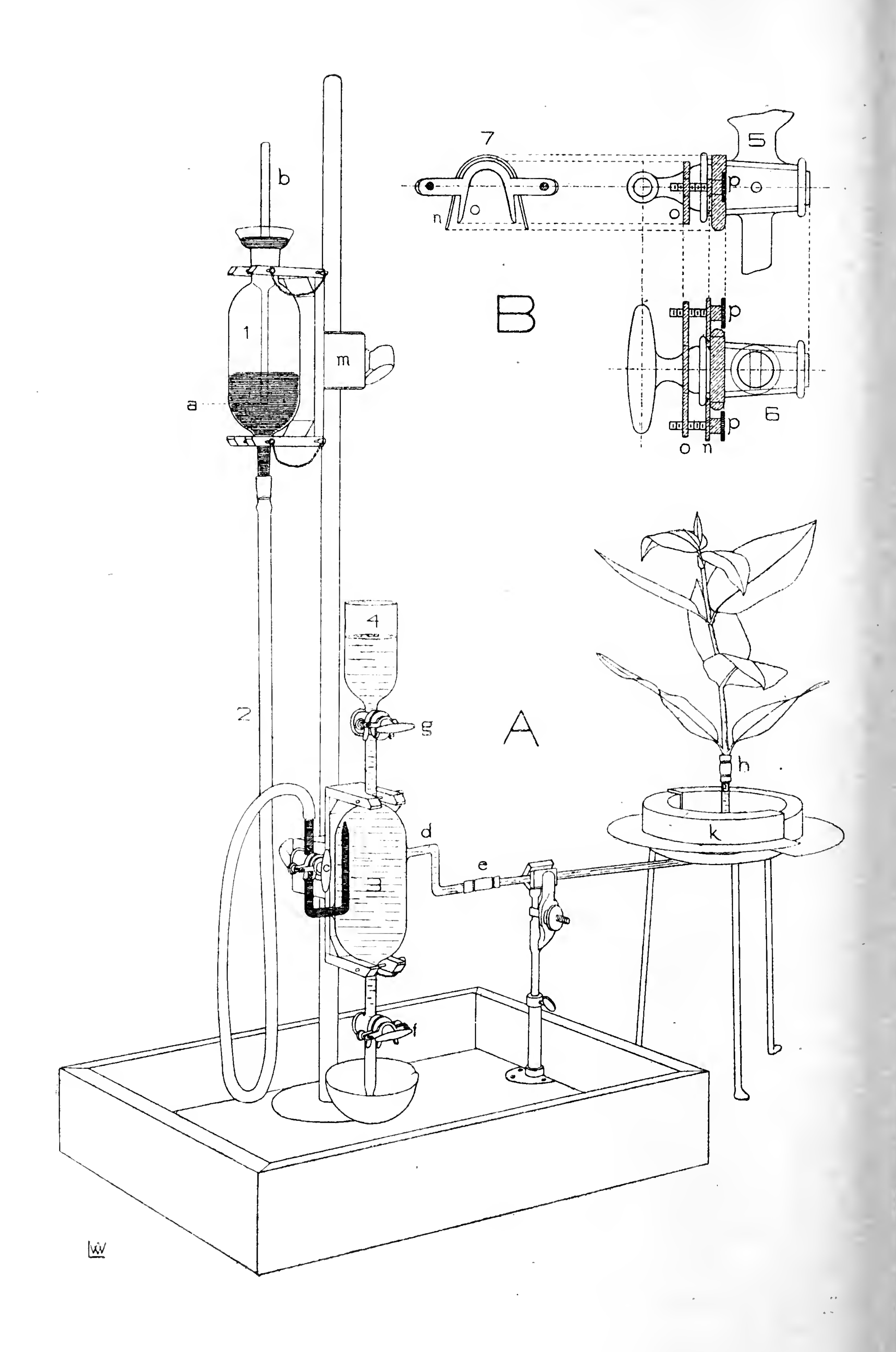
ein constantes, oberes Niveau erzielt. Aus dem Reservoir führt ein Gummischlauch das Quecksilber in ein kleines, aufrecht gestelltes U-Rohr, das innerhalb eines zweiten mit Wasser gefüllten Reservoirs ausmündet. Mit diesem Reservoir wird auch der Pflanzentheil verbunden. Auf diese Weise wird ein constantes unteres Niveau der Quecksilbersäule erzielt. Denn sobald Wasser aus dem unteren Reservoir in die Pflanze gepresst wird, fliesst Quecksilber über den Rand des U-Rohrs, und fällt in den unteren Theil des Reservoirs. Man hat also in diesem Apparate kein sinkendes und kein aufsteigendes Quecksilberniveau; das untere Niveau der Quecksilbersäule, welche den Druck verursacht, befindet sich stets in derselben Ebene mit der Oeffnung des U-Rohrs.

Das Volumen des in die Pflanze gepressten Wassers ist demjenigen der übergeflossenen Quecksilbermenge gleich. Die letztere kann man, so oft man will, aus dem Apparate entfernen und messen. Das sind die Hauptzüge der Einrichtung.

Ich gehe jetzt zu einer ausführlicheren Beschreibung des in der Figur abgebildeten Apparates über, und werde dabei zuerst die Aufmerksamkeit auf die Hauptfigur *A* zu lenken haben. Das obere Quecksilberreservoir (1) ist, wie aus der Figur ersichtlich, als Mariotte'sche Flasche eingerichtet, so dass in dem Niveau *a* stets atmosphärischer Druck herrscht. Das Rohr *b* ist im Halse des Reservoirs wie ein eingeschliffener Stopfen befestigt, und der grösseren Sicherheit wegen mit einem Quecksilberverschluss versehen.

Das aus dem Reservoir fliessende Quecksilber geht durch einen Kautschukschlauch (2) mit einer Wanddicke von 2,5 mm und einem Lumen von demselben Diameter, nach dem unteren Wasserreservoir (3), an dem auch die Pflanze befestigt wird. Es wird dort das Quecksilber hineingeführt durch ein U-Rohr, welches in der Figur sofort in die Augen springt, und ausserhalb des Reservoirs einen Glashahn (*c*) besitzt. Wenn die Pflanze Wasser aus dem Reservoir 3 aufnimmt, so wird ein gleiches Volumen Quecksilber über den Rand des offenen Schenkels der U-Röhre fliessen und sich unten im Reservoir ansammeln.

An diesem Reservoir befinden sich weiter noch drei andere Röhren: 1. das Rohr *d*, das nach der Pflanze führt, und oben am Reservoir befestigt ist, so dass dieses so viel wie möglich Quecksilber aufnehmen kann und nicht zu oft entleert zu werden braucht. Das Rohr biegt sich aber bald nach unten, um in ein offenes, horizontales Stück zu enden, an dem bei *e* Ansatzrohre befestigt werden können. Diese können also eine einfache Form haben und doch gestatten, die Schnitt-



7
5
B
A
b
1
m
a
n
o
p
6
4
g
2
d
e
c
3
f
h
k

fläche der Pflanze in dasselbe Niveau mit dem offenen Rande des U-Rohres zu bringen. Für die Verbindung bei *e* wird derselbe dickwandige Kautschukschlauch benutzt, der auch das Quecksilber aus dem oberen Reservoir abführt. Die Wandung ist so stark, dass, auch wenn der Druck eine ganze Atmosphäre beträgt, die Ausdehnung nur sehr unbedeutend ist. Die Ansatzrohre können jede beliebige Gestalt haben, so dass man Zweige von jeder Dicke, oder selbst ganze Pflanzen mit ihren Wurzeln mit dem Apparate verbinden kann, oder auch Holzcylinder durch welche man Flüssigkeiten von oben nach unten pressen will. Auch macht die Benutzung langer Ansatzrohre es möglich die Pflanze in eine Glasglocke oder in einen anderen Apparat zu führen, der nöthigenfalls in ziemlich grosser Entfernung aufgestellt werden kann, während doch die Ablesung der Resultate am Hydrosimeter selbst möglich bleibt. In der Figur ist der Apparat abgebildet wie er benutzt wird zur Injection der Blätter von Calycanthus occidentalis.

2. Ein unteres Rohr, mit Glashahn (*f*), das zur Entfernung des übergeflossenen Quecksilbers aus dem Reservoir dient.

3. Ein oberes Rohr, mit Glashahn (*g*). Dieses Rohr trägt ein mit Wasser gefülltes Reservoir (4). Es dient dieses Wasser dazu, den Raum des Quecksilbers anzufüllen, das durch das untere Rohr abfliesst.

In Fig. *B* findet man eine Klemme abgebildet, welche jeder der drei Glashähne trägt, wie aus Fig. *A* ersichtlich ist. Der Apparat ist auf eine Atmosphäre als Maximumdruck eingerichtet. Das ist für viele botanische Untersuchungen wohl mehr als genügend, während der Benutzung eines höheren Druckes nichts im Wege steht, wenn auch vielleicht einige weitere Vorsichtsmassregeln nöthig sein sollten. Aber schon bei beträchtlich unter einer Atmosphäre bleibendem Drucke zeigt es sich dass die Hähne nicht mehr schliessen, und selbst die Hahnstopfen ganz hinausgepresst werden. Das kann jedenfalls nicht Wunder nehmen, wenn man bedenkt dass diese Stopfen eine conische Gestalt haben und ihre Löcher an den Rändern nie ganz glatt gearbeitet sind. Die Klemmen werden nun angebracht um diesen Fehler aufzuheben. Eine solche Klemme ist in Fig. *B* bei 5, 6 und 7 in drei verschiedenen Ansichten dargestellt. Sie besteht aus zwei kupfernen hufeisenförmigen Bügeln, die federnd um den Hals des Hahnes befestigt werden können. Der Bügel *o* umfasst den Hahnstopfen, der Bügel *n* hingegen das Rohr des Hahnes, in dem der Stopfen dreht. Man sieht, dass jeder Bügel zwei längliche Seitenstücke besitzt. Diese correspondiren bei den beiden Bügeln mit einander, und sind durch

zwei Schrauben (p) mit einander verbunden, so dass man die Bügel leicht in verschiedene Entfernung von einander bringen kann. Wenn eine solche Klemme an einen Hahn angebracht wird, kann man also den Hahnstopfen ganz sicher befestigen, während er doch bei guter Einfettung ganz leicht drehbar bleibt.

Für den hier beschriebenen Apparat habe ich ferner ein Stativ anfertigen lassen, worüber ich nur wenig zu sagen brauche, da die Einrichtung aus der Figur grösstentheils ersichtlich ist. Die Bodenplatte ist ein aus Eichenholz genau gearbeitetes Tablett von 39 cm Länge und 29,5 cm Breite; der niedrige Rand ist 4,5 cm hoch. Es ist also eine besondere Quecksilberwanne bei Benutzung dieses Apparates überflüssig. Auf diesem Tablett erhebt sich eine cylindrische, eiserne Stange von 1,5 cm Durchmesser und 1,12 m Höhe. Dieselbe ist in der Figur der Raumersparniss wegen zu niedrig gezeichnet. Das Quecksilberreservoir (1) kann also an dieser Stange so hoch geschoben werden dass der Druck mehr als eine Atmosphäre beträgt. Die beiden Reservoirs (1 und 3) sind beweglich an der Stange befestigt vermittelst leichter, hölzerner Träger, deren Einrichtung aus der Figur ohne Weiteres erhellt. Diese Träger sind auf durchlöcherte Holzklötze m geschraubt, welche an der Stange auf und nieder bewegt, und durch Schrauben festgesetzt werden können. Es ist ferner seitlich auf dem Tablett eine verstellbare Klemme angebracht, um die verschieden gestalteten, oft ziemlich langen Ansatzrohre unbeweglich zu befestigen. In der Figur sieht man übrigens bei k noch eine Einrichtung abgebildet, welche ich schon in meiner oben citirten Abhandlung beschrieb. Sie besteht aus zwei halbkreisförmigen Blechplatten, jede mit einer Ausbuchtung mitten im geraden Theile und einem hufeisenförmigen Wasserbehälter. Auf einem Dreifuss an einander geschoben, wie in der Figur, bieten sie also die Möglichkeit, eine Glasglocke über die Pflanze zu stülpen, während das Wasser in den Behältern die Luft in der Glocke feucht hält.

Es bleibt mir jetzt noch übrig, Einiges über den Gebrauch des beschriebenen Apparates mitzutheilen. Ich setze dabei voraus, dass man, wenn man den Apparat benutzen will, schon bei e ein für den geplanten Versuch geeignetes Ansatzrohr befestigt habe. Es muss jetzt zuerst das U-Rohr am Reservoir 3 mit Quecksilber gefüllt werden. Man schiebt dazu das Quecksilberreservoir (1) so hoch nach oben, dass der Gummischlauch (2) ganz gerade gestreckt ist, und es wird natürlich der Hahn c geöffnet. Man lässt nun das Quecksilber in einem dünnen Strahle hineinfliessen, bis das U-Rohr gefüllt ist. Dann

wird der Hahn *c* geschlossen, und der Gummischlauch auf dieselbe Weise weiter gefüllt. Ein dünner Quecksilberstrahl ist nothwendig, weil sich sonst in den engen Röhren leicht Luftblasen bilden. Die weitere Füllung des Quecksilberreservoirs kann später geschehen, und dabei ist ein dünner Strahl natürlich überflüssig. Auch der Quecksilberverschluss des Rohres *b* wird am besten erst wenn der Versuch anfängt hergestellt.

Es wird nun auf das freie Ende (*h*) des Ansatzrohres, das später die Pflanze aufnehmen wird, ein Trichter mit Gummischlauch befestigt. Der Schlauch muss eine solche Länge haben, dass man den Trichter etwas höher als das Wasserreservoir 4 heben kann. Man kann nun durch diesen Trichter, wenn die Hähne *c* und *f* geschlossen sind und *g* geöffnet, den ganzen Apparat leicht mit Wasser füllen. Man lässt dieses vorläufig nicht ins Reservoir 4 aufsteigen, sondern nur in dem Rohrstücke über dem Hahn *g* ein Niveau bilden. Dann wird auch dieser Hahn geschlossen und der Trichter entfernt.

Der Apparat ist nun so weit fertig, dass man die Pflanze in demselben befestigen könnte. Aber es ist wünschenswerth, erst eine Prüfung der Hähne vorausgehen zu lassen, wenigstens wenn der Apparat zum ersten Male benutzt wird. Denn bei nicht vollkommen schliessenden Hähnen würden selbstverständlich genaue Messungen der eingepressten Flüssigkeitsmengen unmöglich sein. Zu diesem Zwecke befestigt man statt der Pflanze in dem Gummischlauch bei *h* einen kleinen Glasstab, wobei man aufmerksam sein muss, dass sich daselbst keine Luftblase bildet. Es wird nun das Quecksilberreservoir (1) so hoch gestellt, dass der Druck eine Atmosphäre beträgt, und dann der Hahn *c* geöffnet. Weiter muss man den Hahn *g* vorsichtig einen Augenblick öffnen, so dass einige Quecksilbertropfen aus dem U-Rohr überfliessen, sich in dem Rohre über dem Hahn *f* sammeln, und daselbst ein Niveau darstellen. Dieses Quecksilberniveau und auch das Wasserniveau über dem Hahne *g* werden nun in irgend einer Weise an der Aussenseite der Rohre markirt, so dass Aenderungen sofort beobachtet werden können. Schliesslich legt man über das Reservoir 4 eine Glasplatte, um die Verdunstung des Wasserniveaus zu hemmen, und stellt man unter den Hahn *f* irgend ein leeres Gefäss. So überlässt man den Apparat, unter einem Quecksilberdrucke von einer Atmosphäre stehend, während 24 Stunden sich selbst, wobei es von Bedeutung ist die Temperatur nicht viel wechseln zu lassen.

Wenn nun alles gut schliesst, so bleiben das Wasserniveau und

das Quecksilberniveau über den beiden Hähnen constant und das unter den Apparat gestellte Gefäss leer. Sollte der Verschluss aber nicht vollkommen sein, so ist es ein leichtes, auszufinden, wo die fehlerhaften Stellen sich befinden. Ist der Verschluss der Gummischläuche bei *e* oder *h* nicht ganz fest, so sieht man daselbst Wassertropfen hervortreten, und zugleich das Quecksilberniveau über dem Hahne *f* sich heben. Aber wenn man diese Gummirohre sorgfältig, am besten mit dünnem Metalldraht, umwickelt, so braucht das keineswegs vorzukommen, und ist jedenfalls leicht zu verbessern. Was die Hähne anbelangt: sollte der Hahn *f* nicht schliessen, so findet man Quecksilber in dem untergestellten Gefässe; schliesst aber der Hahn *g* nicht genau, so findet man eine Hebung des Wasserniveaus über diesem Hahne und eine entsprechende des Quecksilberniveaus über dem Hahne *f*. Aber die Erfahrung lehrt dass es mit Hilfe der beschriebenen Klemmen sehr leicht ist derartigen Fehlern vorzubeugen, so dass man gewöhnlich nur festzustellen hat dass alles in der besten Ordnung ist. Sollte aber der Verschluss nicht vollkommen sein, so verbessert man zuerst den Hahn *f*, dann event. *g*. Nachdem man constatirt hat dass beide Fehler gehoben sind, können dann nur noch Fehler der Verbindungen bei *e* und *h* übrig sein.

Wenn man sich überzeugt hat dass der Verschluss vollkommen ist, schliesst man den Hahn *c*, um den Druck aufzuheben, entfernt den Glasstab bei *h* und fügt an dessen Stelle die Pflanze ein. Man muss dabei Acht geben dass die Schnittfläche des Zweiges sich in demselben Niveau befindet mit dem offenen Ende des U-Rohrs, und dass sie ausserdem unter dem Verbindungsschlauche im Glasrohr gut sichtbar ist. Nur so ist es möglich, sich davon zu überzeugen dass an der Schnittfläche keine Luftblasen haften. Der Verbindungsschlauch wird hier meistens aus gewöhnlichem Gummirohr ohne besonders dicke Wände hergestellt, und es wird so bei sorgfältiger Umwickelung die Verbindungsstelle einen Druck bis zu einer Atmosphäre ganz gut vertragen.

Wenn man nun das Quecksilberreservoir (1), nachdem es gefüllt ist, so hoch schiebt dass der gewünschte Druck erzielt ist, den Hahn *c* öffnet und das Reservoir 4 mit Wasser füllt, so kann der Versuch anfangen.

Es ist aber nöthig, vorher noch eine kleine Vorsichtsmassregel zu nehmen. Oeffnet man nämlich den Hahn *c*, während das U-Rohr im Reservoir 3 bis zum Rande gefüllt ist, so wird man, selbst wenn an der Stelle der Pflanze noch ein Glasstab sich befindet, einen oder zwei kleine Quecksilbertropfen über den Rand fliessen sehen. Dieses rührt daher dass selbstverständlich beim Eintreten des Druckes der

ganze Apparat sich ein wenig ausdehnt. Die Gummiverbindungen bei *e* und *h* betheiligen sich aber daran nur sehr wenig; denn als ich einen Apparat benutzte, bei dem das Ansatzrohr für die Pflanze angeschmolzen war, zeigte dieses Ueberfliessen des Quecksilbers sich dennoch. Jedenfalls würde man aber auf diese Weise verfahrend einen kleinen Fehler machen, weil das Volumen dieser Tropfen nicht mit einem gleichen Volumen in den Zweig hineingepressten Wassers übereinstimmt. Der Fehler wird aber sehr leicht gehoben, wenn man dafür sorgt dass in dem Augenblicke, wo der Druck wirksam wird, der offene Schenkel des U-Rohres nicht ganz mit Quecksilber gefüllt ist; ist dies der Fall, so kann es beim Oeffnen des Hahnes *c* ein wenig steigen, ohne dass etwas überfliesst.

Diesen Zweck erreicht man, wenn man das Quecksilberreservoir einen Augenblick so weit nach unten schiebt, dass sich das Niveau in demselben unter dem oberen Rande des U-Rohres befindet. Die Einrichtung des Stativs ist eine solche, dass dieses von selbst erreicht wird, wenn man den Klotz *m* so tief senkt dass er den gleichen Klotz des unteren Reservoirs berührt. Man öffnet dann den Hahn *g*, so dass das Wasser aus Reservoir 4 frei zufliessen kann, und dann den Hahn *c*. Das Quecksilber zieht sich nun in dem Rohre ein wenig zurück, und Wasser tritt an seine Stelle. Man schliesst nun den Hahn *g* und stellt den gewünschten Druck durch Hebung des Quecksilberreservoirs bei offenem Hahne *c* her, wobei das Quecksilber im U-Rohre etwas steigt. Schliesslich lässt man durch vorsichtiges Oeffnen des Hahnes *g* oder *f* das Quecksilber bis zum Rande des U-Rohres aufsteigen, und der Versuch ist angefangen. Wie gewöhnlich in solchen Fällen kostet es viel weniger Zeit, diese Manipulation auszuführen, als die Beschreibung derselben zu lesen.

Man kann selbstverständlich während des Versuchs so oft man will die Menge der eingepressten Flüssigkeit messen. Zu diesem Zwecke wird der Hahn *c* erst geschlossen, und der Druck also einen Augenblick aufgehoben, was in den meisten Fällen wohl nicht schaden wird. Das übergeflossene Quecksilber kann dann ablaufen, wenn man die Hähne *f* und *g* zugleich kurze Zeit öffnet. Der Versuch kann sogleich fortgesetzt werden, wenn man den Hahn *c* unter Benutzung der oben beschriebenen Vorsichtsmassregeln wieder öffnet. Soll das Abfliessen des Quecksilbers leicht stattfinden, so darf das untere Rohr, in dessen Verlauf sich der Hahn *f* befindet, nicht allzu eng sein; das Lumen soll wenigstens 3 mm Durchmesser haben. Das abgeflossene Quecksilber kann dann und wann wieder in das Queck-

silberreservoir gegossen werden, so dass man auch bei längeren Versuchen mit einer beschränkten Menge auskommt.

Die Grösse der über den freien Rand des U-Rohres fliessenden Tropfen ist von der Weite dieses Rohres abhängig, kann also bei verschiedenen Apparaten verschieden sein. Bei dem jetzt von mir benutzten hat das obere Ende des U-Rohres einen äusseren Diameter von etwa 2 mm. Hier ist das Volumen der Tropfen, das auch bei verschiedenem Druck sehr constant bleibt, 0,02 cm^3. Der Apparat kann also zu ziemlich feinen Messungen benutzt werden, zumal wenn man nicht das Volumen des übergeflossenen Quecksilbers, sondern die Zahl der Tropfen bestimmt. Bei solchen Versuchen hat man auch den Vortheil dass, während der ganzenDauer derselben, der Druck fortwährend bestehen bleibt.

Der gläserne Theil des Apparates wurde nach meinen Anweisungen von der Firma J. C. Th. Marius in Utrecht angefertigt; das Stativ und die Klemmen aber von den Gehilfen des botanischen Institutes in Groningen, Herren J. Veenhoff und J. R. Weening.

Groningen, am 14. Sept. 1901.

Kleine Mittheilungen.

Die äussere Samenhaut der deutschen Drosera-Arten.

Die Samen von Drosera rotundifolia L. und Drosera longifolia L. enthalten in einer verhältnissmässig weiten Umhüllung einen kleinen Kern. Diese Umhüllung wurde von vielen Gelehrten als Samenmantel (Arillus) bezeichnet. Aber schon Endlicher (Genera plantarum 1836—1840 pag. 906) schrieb: „Rarius testa relaxata cellulosa, nucleum multo minorem includente". Dass diese Umhüllung thatsächlich die äussere Samenhaut ist, lässt sich leicht beobachten.

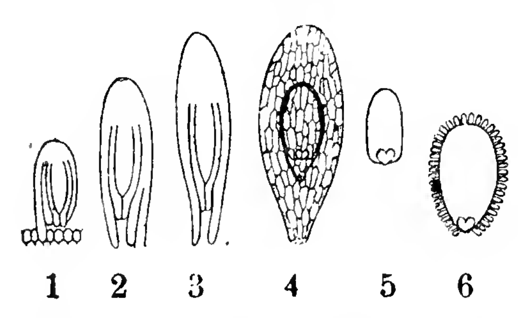


Fig. 1—4. Entwickelung der Samenknospe von Drosera rotundifolia L. und longifolia L. — Fig. 5. „Kern" ohne Samenhaut. — Fig. 6. Same von Drosera intermedia Hayne.

Die Samenknospen sind gegenläufig (Fig. 1). Deren Nabelstrang bis zum Nabel ist sehr kurz. Den Knospenkern umgeben zwei Hüllen. Der Aussenmund ist verhältnissmässig gross. Alsbald nach der Befruchtung vergrössert sich die ganze Samenknospe, im Besonderen das äussere Integument, und zwar letzteres durch die Streckung der Zellen (Fig. 2). Auf diese Weise kommt der „Kern" in die Mitte der äusseren Umhüllung zu liegen. Der Aussenmund ist auch im reifen Samen noch geöffnet (Fig. 4).

Die innere Samenhaut, welche aus dem inneren Integumente entsteht, liegt dem Knospenkerne bis zum Innenmund fest an. Sie ist dunkelbraun und ihre Zellen sind in der Richtung des Umfanges des Samens länger als in der Längsrichtung.

Da die sackähnliche äussere Samenhaut ausser dem „Kerne“ Luft enthält, so können die Samen, sobald die Kapsel geöffnet ist, vom Winde leicht fortgetragen werden. Ausserdem kann eine passive Ortsbewegung der Samen dadurch bewirkt werden, dass sie auf dem Wasser lange Zeit schwimmen. Laura Naegele beobachtete, dass gut ausgebildete Samen bei der Zimmertemperatur sich einen Monat auf der Oberfläche hielten und hierauf ganz langsam sich zu Boden senkten.

Ein völlig anderes Aussehen als dasjenige der Samen von Drosera rotundifolia Linné haben die Samen von Drosera intermedia Hayne.[1]) Die Samenhaut liegt dem Kerne an (Fig. 6). Jede Zelle derselben trägt einen kurzen, in der Reife mit Luft erfüllten Schlauch, welcher aber nicht von der ganzen äusseren Wandung, sondern von einer mittleren runden Stelle gebildet wird. Es ist nicht zu bezweifeln, dass auch diese zahlreichen Schläuche zur passiven Ortsveränderung der Samen, welche auf das Wasser fallen oder sonstwie in dieses gelangen, dienen.

Dr. Holzner.

Die Caruncula der Samen von Polygala.

Ueber dem räumlich nach oben gerichteten Keimloch des hängenden Samens innerhalb der Frucht der Polygala-Arten befindet sich ein Anhängsel, welches drei Lappen über die Samenhaut mehr oder minder tief hinabsenkt, und zwar den einen über den Rücken, die beiden anderen zwischen der Naht und den mathematischen Seitenlinien (Fig. 1). Dieses Anhängsel wurde von den meisten deutschen Gelehrten für einen Samenmantel (Arillus) erklärt. Französische Autoren haben aber die Herkunft dieses Anhängsels schon lange richtig erkannt. Sie theilen die accessorischen Samentheile in Arilles, die aus dem Nabelstrang gebildet werden, Arillodes qui resultent d'une dilatation des bords du micropyle, und in strophioles ou caroncules, des excroissances qui s'élèvent sur divers points du testa, et sont indépendantes du funicule, comme du micropyle. Von dem Ansatz des

1) Im Traité général de Botanique par Emm. le Maout et J. Decaisne pag. 404 ist ein Same abgebildet. Als Mutterpflanze ist Drosera anglica angegeben.

Polygaleen-Samens heisst es bei Maout et Decaisne (Traité général de Botanique 1868 pag. 86): „Dans les polygalas, la petite voûte à trois piliers, qui coiffe la base de la graine, a la même origine que le tourteau des Euphorbes; on y voit encore l'ouverture micropylaire longtemps après la fécondation.“

Später hat Chodat die Entwickelung des Strophiolums einer amerikanischen Polygala-Art beschrieben (Notice sur les Polygalacées et synopsis de Polygala d'Europe et d'Orient. Genève 1887). Sie ist auch bei unseren einheimischen Arten nicht schwer zu beobachten.

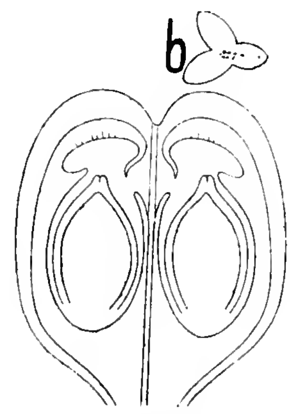


Fig. 1. Medianer Längsschnitt durch eine unreife Frucht von Polygala vulgaris L. *b* Anhängsel der Frucht von oben gesehen.

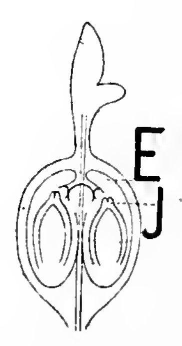


Fig. 2. *E* Aussenmund, *J* Innenmund.

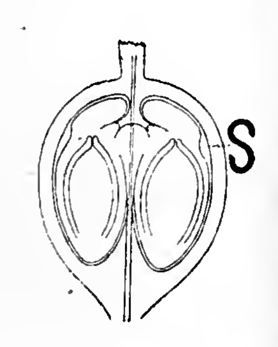


Fig. 3. Einschnürung bei *S*.

Auf der Zwischenwand, durch welche der Fruchtknoten in zwei Fächer getheilt wird, befindet sich beiderseits, ein Drittel der Höhe vom Scheitel entfernt, die Placenta in Form eines kleinen Hügels (Fig. 2). Von der Spitze dieses Hügels nimmt die gegenläufige Samenknospe ihren Ursprung. Der Knospenkern ist mit zwei Hüllen bedeckt. Das Endostomium der geschlechtsreifen Knospe liegt in gleicher Höhe wie die Placenta (Fig. 2*J*). Die äussere Hülle dagegen ist über die Placenta hinaus verlängert, und zwar ist der Rücken der Aussenmundlippe weit stärker entwickelt als der Bauchtheil (Fig. 2*E*). Aus diesem räumlich oberen Theile der äusseren Knospenhülle entsteht der Nabelanhang (strophiolum, caruncula, epiphysis, spongiola seminalis) der Polygaleen, indem dessen Zellen sich weit mehr als die übrigen vergrössern. Hiedurch entsteht anscheinend eine Einschnürung (Fig. 3*S*), und späterhin werden infolge localisirten Spitzenwachsthumes an drei Stellen die oben erwähnten Lappen gebildet (Fig. 1). Dr. Holzner.

Litteratur.

Vorbemerkung. Um Raum zu sparen, sollen in der Rubrik „Litteratur“ künftig nur Aufnahme finden: 1. Kritische Besprechungen (für raschen Abdruck solcher wird Sorge getragen werden). 2. Aufzählung und ev. kurze Inhaltsangabe von Werken, welche von Verfassern oder Verlegern der Redaction eingesandt werden. Von einer Aufzählung anderer Abhandlungen (wie sie bisher erfolgte) kann um so eher abgesehen werden, als zu hoffen steht, dass das reorganisirte „Botanische Centralblatt“ die neue Litteratur vollständiger als bisher anführen und referiren wird.

Gemeinverständliche darwinistische Vorträge und Abhandlungen, herausgegeben von **Dr. Wilh. Breitenbach,** Odenkirchen, Selbstverlag. Heft 1: Die Abstammungslehre von Prof. Dr. L. Plate, Berlin. Heft 2: O. Breitenbach, Die Biologie im 19. Jahrhundert.

Bulletin du jardin impérial botanique de St. Petersbourg. Livraison III (dreimal erhalten) und IV.

C. Correns, Bastarde zwischen Maisrassen mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. Mit 2 Tafeln (Bibliotheca botanica, herausgegeben von Prof. Dr. Chr. Lürssen, Heft 53), Stuttgart, Verlag von Erwin Nägele. 1901. Preis 24 Mark.

Der Verf. hat über seine interessanten Untersuchungen früher selbst schon kurz berichtet (Ber. d. d. bot. Ges. 19. Bd [1901] pag. 211 ff.). Es sei deshalb auf das Erscheinen der ausführlichen Abhandlung nur kurz hingewiesen. Besonders erwünscht zur Erläuterung sind die beiden sehr schön ausgeführten farbigen Tafeln.

Flora der gefürsteten Grafschaft Tirol, des Landes Vorarlberg und des Fürstenthums Liechtenstein bearbeitet von **Prof. Dr. K. W. v. Dalla Torre** und **Ludwig Grafen von Sarntheim** in Innsbruck. II. Bd.: Die Algen von Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein. Innsbruck, Verlag der Wagner'schen Universitätsbuchkandlung. Preis 6 Mark.

Dem ersten Bande, welcher litterarische Nachweise für die Flora von Tirol etc. enthielt, haben die Verf. rasch den zweiten, die Algen behandelnden, folgen lassen. Sie haben das vorhandene Material sehr sorgfältig zusammengestellt und damit eine sichere Basis für weitere floristische Studien gewonnen. Ohne Zweifel wird diese Flora zur weiteren algologischen Erforschung des Gebietes anregen; dass vieles noch hinzukommen wird, ist zweifellos. Ref. vermisst z. B. Oocardium, das er sowohl bei Arco als bei Kufstein antraf, an ersterem Orte z. B. auf von Wasser betropftem Adiantum capillus veneris schöne Kalküberzüge bildend.

Die Flechten Schleswig-Holsteins von R. v. Fischer-Benzon. Nebst einer Abhandlung über die Naturgeschichte der einheimischen Flechten von O. V. Darbishire. Mit 61 Figuren im Text. Kiel und Leipzig. Verlag von Lipsius & Tischer. 1901.

Die Flechtenflora von Schleswig-Holstein war bis jetzt nur sehr mangelhaft bekannt. Die Arbeit des Verf. füllt also eine Lücke in sehr erwünschter Weise aus. Die Bestimmung wird erleichtert durch eine Anzahl von Abbildungen (welche Reinke's Abhandlungen über Flechten entnommen sind). Nicht nur für den Anfänger, sondern auch für Botaniker ist die treffliche Einleitung „Ueber die Naturgeschichte der einheimischen Flechten" von Werth, welche Dr. Darbishire verfasst hat. Zu bedauern ist, dass der Verleger zum Drucke sehr kleine Typen gewählt hat, umsomehr, als sonst die Abhandlung recht gut ausgestattet ist.

Flora helvetica 1530—1900. Zusammengestellt von **Dr. E. Fischer,** Professor der Botanik an der Universität Bern. Bern, Verlag von von K. J. Wyss. 1901.

Die von Fischer bearbeitete Bibliographie der Schweizer Flora ist ein Theil der „Bibliographie der Schweizerischen Landeskunde" (Fascikel IV, 5). Sie ist offenbar mit grosser Sorgfalt bearbeitet und gibt — innerhalb der Grenzen des Möglichen — die Litteratur, welche über die Schweizer Flora vorliegt, wohl vollständig an.

Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Reception mechanischer Reize. Von **Dr. G. Haberlandt,** o. ö. Professor an der Universität Graz. Mit 6 lithographischen Doppeltafeln und einer Figur im Text. Leipzig, Verlag von Wilh. Engelmann. 1901. Preis 9 Mark.

Der Verf. stellt sich die Aufgabe zu zeigen, dass auch im Pflanzenreich, speciell bei den höher entwickelten Pflanzen, Sinnesorgane und überhaupt besondere Einrichtungen, die der Perception von Reizen dienen (und zwar in den untersuchten Fällen ausschliesslich von mechanischen, Stoss, Reibungs- und Berührungsreizen), weiter verbreitet sind, als man bisher annahm. Als solche Perceptionsorgane waren namentlich die „Fühlborsten" von Dionaea und die von Pfeffer entdeckten, von Mac Dougal weiter untersuchten „Fühltüpfel" an Ranken bekannt. Haberlandt hat in seiner interessanten Abhandlung nicht nur diese Fälle eingehend untersucht, sondern auch neue aufgefunden und sie durch eine Anzahl schöner Abbildungen erläutert. Die Arbeit ist deshalb eine wesentliche Bereicherung auf dem Gebiete der physiologischen Pflanzenanatomie.

Halácsy, E. De, Conspectus Florae Graecae. Vol. I. Leipzig, Wilh. Engelmann. 1901.

Von diesem wichtigen Florenwerke, dessen erste Lieferungen im Bd. 88 pag. 248 besprochen wurden, ist mittlerweile das 3. Heft erschienen, welches den ersten Band des ganzen Werkes zum Abschluss bringt und in derselben Weise dem De Candolle'schen System folgend, die Phanerogamen bis zum Schluss der Dipsaceen behandelt. H. Ross.

Holzuntersuchungen, Altes und Neues. Von **Robert Hartig.** Berlin, Verlag von Julius Springer. 1901. Mit 52 Textabbildungen.

Das vorliegende kleine Buch ist leider die letzte Arbeit des um die Kenntniss der Holzgewächse hochverdienten Forschers. Es zerfällt in zwei Abschnitte: im ersten stellt der Verf. die wichtigeren Ergebnisse seiner älteren Holzuntersuchungen zusammen (was um so willkommener ist, als diese Untersuchungen vielfach in forstlichen Zeitschriften zerstreut und deshalb Botanikern weniger leicht zugäng-

lich waren), im zweiten werden sehr interessante Untersuchungen mitgetheilt über den Einfluss von Schwerkraft, Druck und Zug auf den Bau des Fichtenholzes und die Gestalt der Fichte.

Versuch einer Classification der Klimate, vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt. Von **Dr. W. Köppen.** Mit zwei Karten. S.-A. aus der „Geogr. Zeitschrift" VI. Jahrg. Leipzig, Verlag von B. G. Teubner. 1901. Preis Mk. 1.60.

Der Führer in die Lebermoose und die Gefässkryptogamen. Von **P. Kummer.** Mit 83 Figuren auf 7 lithographirten Tafeln. Zweite umgearbeitete Auflage. Berlin, Verlag von Julius Springer. Preis Mk. 3.—.

Neben den eigentlich wissenschaftlichen Floren haben gewiss auch solche eine Daseinsberechtigung, welche Liebhabern und Sammlern die erste Anleitung geben wollen. So hat auch das Büchlein mit dem fehlerhaften Titel Anklang gefunden (was würde man wohl von einem Buche sagen, das als „Führer in die Pferde und die Ochsen" bezeichnet wäre?). Leider hat der Verf. unrichtige Angaben der ersten Auflage nicht mit hinreichender Sorgfalt verbessert, sonst könnte er z. B. nicht angeben, die „Blüthendecke" der Jungermanniaceen sei anfangs geschlossen und werde von der „Frucht" durchbohrt, oder für Pellia nur eine Art (mit drei angeblichen „Varietäten") anführen, behaupten, dass sich die Elateren von Equisetum durch Aufnahme von Feuchtigkeit aufrollen, und anderes mehr (die Lycopodiumsporen z. B. hält er noch für Mikrosporen). Es ist doch heutzutage wahrlich leicht, wenigstens richtig abzuschreiben; derartige grobe Fehler, wie der „Führer in die Lebermoose etc." sie auftischt, sind also nicht mehr entschuldbar.

Geschichte der organischen Naturwissenschaften im neunzehnten Jahrhundert. Von **Dr. Franz Carl Müller.** Berlin, Georg Bredi. 1902. Preis brosch. 10 Mk., geb. 12 Mk. 50 Pfg.

Der Titel dieses Buches ist irreleitend. Es handelt sich nicht um eine Geschichte von Botanik und Zoologie, sondern (wie auf dem Titelblatt mit kleinerer Schrift bemerkt ist) um „Medizin und deren Hilfswissenschaften, Zoologie und Botanik". Den letzteren sind 91, der ersteren 600 Seiten gewidmet. Dass dabei — von allem Anderen abgesehen — keine den Fachmann befriedigende Darstellung gegeben werden kann, ist klar. Der Verf. hätte besser gethan, die letzten 91 Seiten ganz wegzulassen und sein Buch als Geschichte der Medizin im 19. Jahrhundert zu bezeichnen.

Alfons Paulin, Beiträge zur Kenntniss der Vegetationsverhältnisse Krains (Schedae ad floram exsiccatam carniolicam). Laibach, Otto Fischer. 1901.

Der Verf. beabsichtigt eine Neubearbeitung der Flora Krains. Er hat zu diesem Zwecke ein Herbarium carniolicum angelegt und gibt auch Exsiccaten heraus. Die vorliegende Publikation ist das 1. Heft der zur Erläuterung der Exsiccaten bestimmten „Schedae".

Excursionsflora von Europa. Anleitung zum Bestimmen der Gattungen von europäischen Blüthenpflanzen. Von **Franz Thonner.** Berlin, Verlag von R. Friedländer u. Sohn. 1901. Preis 4 Mk.

Der Verf., welcher früher schon (1891 in demselben Verlag) eine „Anleitung zum Bestimmen der Familien der Phanerogamen" veröffentlicht hat, welche sich als recht nützlich erwies, hat in dem vorliegenden Buche einen Schlüssel bearbeitet, „welcher die Gattungen sämmtlicher europäischen Blüthenpflanzen möglichst rasch, leicht und sicher zu bestimmen gestattet". Er hat dabei in einer Zeit, die „unter dem Zeichen des Verkehrs" steht, gewiss ein Vielen willkommenes Hilfsmittel geboten. Vielleicht hätte der Schlüssel zum Bestimmen der Familien wegbleiben können, da ein solches Buch doch wohl nur von solchen benützt wird, welche die Familien wenigstens der Hauptsache nach kennen; es wäre dann noch für die Pteridophyten Raum geblieben.

Biologie der Pflanzen. Mit einem Anhange: Die historische Entwickelung der Botanik. Von **J. Wiesner.** (Elemente der wissenschaftl. Botanik III.) Zweite vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 38 Textillustrationen und einer botanischen Erdkarte. Wien 1902. Verlag von Alfred Hölder.

Seit dem Jahre 1889, in welchem die erste Auflage dieses Buches erschien, hat die Biologie der Pflanzen eine sehr erhebliche Förderung erfahren. Diese hat ihren Ausdruck auch in dem vorliegenden Buch dadurch erhalten, dass es, wie der Titel mit Recht sagt, in der zweiten Auflage in vermehrter und verbesserter Form erscheint. Es zerfällt in vier Abschnitte: Die Biologie der vegetativen Processe, die biologischen Verhältnisse der Fortpflanzung, die Verbreitung der Pflanzen und die Entwickelung der Pflanzenwelt; in einem Anhange wird die historische Entwickelung der Botanik kurz geschildert. Bei dem verhältnissmässig kleinen Umfang des Buches (340 Seiten) musste natürlich eine Auswahl getroffen werden und konnte auch die Behandlung allgemeiner Fragen nur eine knappe sein (in einigen Fällen dürfte sie für Anfänger vielleicht zu knapp sein, so z. B. bei Anführung der ohne Anführung von Beispielen wohl nicht ganz leicht verständlichen „Mendel'schen Regel"). Die Darstellung ist eine sehr klare und anregende, namentlich auch dadurch, dass stets auf die allgemeineren Fragen hingewiesen wird. Dass der Verf. sich bei vielen der behandelten Gegenstände auf eigene Untersuchungen stützen kann, ist ein besonderer Vortheil des Buches, welches auch bei denen Anklang finden wird, die der Ansicht sind, dass die „Biologie" sich von Morphologie und Physiologie nicht wohl trennen lasse.

Georg Worgitzky, Blüthengeheimnisse. Eine Blüthenbiologie in Einzelbildern mit 25 Abbildungen im Text. Druck und Verlag von B. G. Teubner in Leipzig.

Gesetze der Pflanzenvertheilung in der alpinen Region.[1])

Auf Grund statistisch-floristischer Untersuchungen.

Von

Dr. Paul Jaccard.

I. Vorbemerkungen.

Seit einer Reihe von Jahren beschäftigen sich die Pflanzengeographen hauptsächlich damit, die verschiedenen Pflanzengesellschaften und deren Anpassungserscheinungen zu untersuchen und zu beschreiben. Sie scheinen die Ursachen, welche die Verschiedenheit der floristischen Zusammensetzung der Pflanzendecke an verschiedenen Localitäten innerhalb ein und derselben Formation bedingen, zu vernachlässigen, indem sie nur jene Ursachen berücksichtigen, welche den Gesammtcharakter bestimmen. Nun könnte aber gerade die Kenntniss dieser viel exactere Anhaltspunkte geben, betreffend die ökologischen Ansprüche der verschiedenen Arten. Sie böte uns auch andrerseits zugleich ein Mittel, um umgekehrt den ökologischen Charakter der Standorte selbst zu präcisiren; denn die bisherigen Versuche, denselben direct zu bestimmen, haben keine befriedigenden Resultate gegeben. Wärmecapacität und -leitfähigkeit, die hygroskopischen Eigenschaften eines Bodens können sich wesentlich ändern von einer Stelle zur andern, da sie ebenso leicht beeinflusst werden durch die Natur des Obergrunds wie der Unterlage; sie können nur sehr approximativ bestimmt werden, und man wird in allen Fällen nur Mittelwerthe erhalten. Es scheint mir schwierig, nach dieser Methode allein die Erklärung für die Vertheilung der Arten zu finden, umsomehr als wir bei der Taxirung der ökologischen Anforderungen der Species nicht den Werth jedes einzelnen Factors für sich zu berücksichtigen haben, sondern die Resultate aller.

---

1) Diese Arbeit enthält eine Zusammenfassung der Resultate mehrerer Einzelpublicationen. Ich lege sie hier den Pflanzengeographen vor mit Weglassung ermüdender Pflanzenlisten. Ich verweise dafür auf folgende Publicationen: 1. Etude géobotanique de la flore du haut bassin de la Sallanche. (Revue générale de botanique. Tome X pag. 32—72.) 2. Contribution au problème de l'immigration postglaciaire de la flore alpine. (Bull. de la soc. vaudoise des sciences nat. XXXVI pag. 81—130 mit 1 Karte.) 3. Distribution de la flore alpine dans le bassin des Dranses. (ibid. XXXVII pag. 241—72.) 4. Etude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura. (ibidem XXXVII pag. 547—579.)

Ich fragte mich, ob man nicht durch methodisches Studium der Artenvertheilung innerhalb ein und desselben Formationstypus an verschiedenen Punkten eines abgegrenzten Gebietes dazu gelangen könnte, zwischen der Veränderung in der Zusammensetzung der Pflanzendecke und der Veränderung eines Complexes ökologischer Factoren leicht zu präcisirende Beziehungen zu finden, denen der Charakter von Gesetzen zukommt. Mit andern Worten, ob man nicht den Einfluss ökologischer Bedingungen, von denen die Pflanzenvertheilung abhängt, sicherer bestimmen könne nach vergleichend-differentieller Methode, welche gestattet, die ökologischen Factoren nach ihrer eigenen und den dadurch bedingten Veränderungen in der Pflanzendecke zu werthen, als nach der bisherigen directen, schwierigen und zudem ungenauen Methode. — Kurz gesagt, ich möchte das Problem umkehren.

Definitionen.

Bevor ich zum Thema übergehe, seien einige öfters wiederkehrende Ausdrücke definirt.

Die Bezeichnung Formation[1]) reservire ich für eine Pflanzengesellschaft, welcher einzelne, vorherrschende ökologische Factoren ein bestimmtes physiognomisches Gepräge verleihen. Die Formation ist einheitlich auf grössere Strecken und bildet einen Factor im Landschaftsbild (Wiese, Wald, Moor etc.).

Bestand (Association) bezeichnet eine floristisch bestimmte Pflanzengesellschaft innerhalb einer Formation, bedingt durch secundäre Factoren. Dadurch können die Verschiedenheiten innerhalb ein und derselben Formation charakterisirt werden, nach einer oder mehreren dominirenden Arten und Begleitpflanzen. Im Allgemeinen ist der Bestand bestimmt durch die dominirende Art oder Arten. Eine Formation kann also verschiedene Bestände enthalten.

Zur genauen Charakterisirung eines Bestandes und zur Präcisirung des Unterschieds zweier Bestände dienen folgende Punkte:

1. Der Artenreichthum (richesse florale): Darunter verstehe ich die absolute Zahl der Arten, ohne Rücksicht auf Namen und systematische Stellung.

---

1) Mit Vergnügen constatire ich, dass diese von mir unabhängig aufgestellten Abstufungen und Definitionen sich vollständig decken mit den von Schröter gegebenen in dem soeben erschienenen zweiten Theil der Vegetation des Bodensees, pag. 73. (Schröter & Kirchner, Die Vegetation des Bodensees. II. Theil. Lindau 1902.)

2. Die Artenliste (composition florale): Diese gibt die systematische Zusammensetzung der Flora eines Bestandes oder Gebietes.

3. Der generische Coëfficient (coëfficient générique): Dieser bezeichnet das Verhältniss zwischen der Zahl der vertretenen Gattungen und der Zahl der Arten einer Flora.

Ausser diesen drei wichtigsten Factoren können jeweils noch folgende herbeigezogen werden:

4. Die individuelle Frequenz (Frequence individuelle): d. h. die relative Häufigkeit der verschiedenen Arten innerhalb eines Bestandes.

5. Artenreichthum und individuelle Frequenz ergeben die Dichte eines Bestandes (densité florale). Sie bedingt bei einer Wiese z. B. mehr oder weniger die Ueppigkeit, obschon diese auch abhängig ist von der Grösse und dem Habitus der einzelnen Individuen.

In der vorliegenden Arbeit sollen hauptsächlich die drei ersten Punkte berücksichtigt werden.

Für zwei durch ihre Artenliste bestimmte Bestände können wir einen Gemeinschaftscoëfficienten (coeff. de communauté florale) aufstellen. Dieser wird folgendermaassen bestimmt:

1. Man ermittelt die Zahl der den beiden Beständen gemeinsamen Arten.

2. Man addirt die Gesammtzahl der Arten des ersten Bestandes zu der Gesammtzahl der Arten des zweiten.

3. Man subtrahirt von der nach 2. erhaltenen Summe die Zahl der gemeinsamen Arten und erhält so die Gesammtzahl der Arten beider Bestände.

4. Nun bleibt noch das procentuelle Verhältniss zu bestimmten zwischen der Zahl der gemeinsamen Arten und der Gesammtzahl der Arten beider Bestände.

Zahlenbeispiel: Von zwei Wiesen A und B besitze A 100, B 120 Arten. 60 Arten finden sich auf A und B (gemeinsame Arten). A und B besitzen also zusammen eine Gesammtzahl von $100 + 120 - 60 = 160$ Arten. Der Gemeinschaftscoëfficient ist demnach $\frac{60}{160} = 37\frac{1}{2}\,\%$.

Damit eine Vergleichung zweier Bestände überhaupt möglich ist, muss man unterscheiden zwischen Standort, als ökologischem Begriff, bestimmt durch eine Anzahl ökologischer Factoren, und Localität, als geographischem Begriff, welcher also nichts

Anderes bedeutet als ein Stück Boden, das einen bestimmten Bestand trägt.

Es wird sich in dieser Arbeit zeigen, dass die physiognomische Gleichförmigkeit einer Formation bedeutende Unterschiede in der Artenliste der diese bildenden Bestände nicht ausschliesst. Um aber die Beziehungen verfolgen zu können zwischen den verschiedenen Beständen ein und derselben Formation und den secundären[1]) Unterschieden im Standort, müssen wir im Stande sein, einen Standort ebenso in verschiedene Localitäten zu zerlegen, wie wir innerhalb der Formation verschiedene Bestände unterscheiden.

Kurz, die vergleichend-statistische Methode, die zur Anwendung kommen soll, fusst auf folgenden zwei Principien:

1. Auf einem Terrain von einiger Ausdehnung sind eine Anzahl natürlicher Unterabtheilungen auszuwählen, die neben zahlreichen Analogien ihrer ökologischen Bedingungen eine kleine Zahl charakteristischer Differenzen aufweisen.

2. Durch Vergleichung ist der Einfluss dieser Analogien und Differenzen, als Vertheilungsfactoren, auf die systematische Zusammensetzung (Artenliste) der Pflanzendecke der verschiedenen Unterabtheilungen zu bestimmen. Diese allgemeine Vergleichung ist zu vervollständigen, indem man die Bestände verschiedener Localitäten innerhalb einer Formation vergleicht.

Diese Methode kann nicht als eigentlich experimentelle Verwendung finden; denn es dürfte kaum möglich sein, künstlich den natürlichen vergleichbare Standorte herzustellen. Aber sie nähert sich den experimentellen Methoden, weil man durch sorgfältige Wahl der zu untersuchenden Localitäten dazu gelangen kann, aus einem Gemeng vieler Factoren einen einzelnen annähernd zu isoliren und seinen Einfluss zu bestimmen.

In der vorliegenden Arbeit habe ich ausschliesslich die Vegetation der alpinen Region und auch hier im Wesentlichen wieder nur die alpine Weide berücksichtigt. Es handelte sich darum, durch Vergleichung die Veränderungen ihrer Bestände von einer Localität zur andern zu bestimmen.

---

1) Primäre Unterschiede dagegen nennen wir diejenigen, welche die verschiedenen Standorte resp. Formationen selbst bedingen.

Ich betone ausdrücklich, dass die Gesetze, zu denen ich gelangte, sich zunächst auf die von mir speciell untersuchten Gebiete beziehen. Sie besitzen wahrscheinlich eine sehr allgemeine Tragweite, aber um diese sicher zu stellen, bedarf es noch weiterer Untersuchungen.

Um Missverständnisse zu vermeiden, soll noch ein weiterer, in der Pflanzengeographie viel gebrauchter Ausdruck präcisirt werden: die Einwanderung.

Mit Rücksicht auf die „Entwicklungsgeschichte der Florengebiete" steht fest, dass, ausgenommen eine kleine Zahl nivaler Arten, die gesammte Flora der alpinen Region postglacial eingewandert ist. Sie war also in ihrer Zusammensetzung direct bestimmt durch die Flora der Nachbargebiete. Immerhin ist die Zahl der Arten, welche an eine bestimmte Stelle der Alpenkette hätte einwandern können, viel bedeutender als die, welche man jetzt thatsächlich dort findet. Nur jene Arten haben Fuss gefasst und durch ihre Ausbreitung weitere Concurrenten am Einwandern verhindert, welche den Verhältnissen besonders gut angepasst waren.

Ausser dieser weit zurückliegenden Besiedelung findet eine continuirliche weitere Einwanderung statt, bedingt durch Transportmittel und -Wege. Für jeden begrenzten Bezirk der Alpenkette ist also die Zusammensetzung der Flora und die Vertheilung der Arten bestimmt durch folgende drei Gruppen von Factoren:

1. Die Quellen der Einwanderung, repräsentirt durch die Zusammensetzung der Flora der Nachbargebiete.

2. Die Agentien der Einwanderung. Diese umfassen alle jene äusseren Bedingungen, welche den Transport ermöglichen oder erleichtern, unabhängig von der Pflanze selbst. Hierher gehören einerseits als activ wirkende Agentien: der Wind,[1]) das Wasser, die Thiere (Vögel, Vieh etc.) und der Mensch, anderseits als passiv die Einwanderung erleichternd die topographischen Verhältnisse.

3. Die ökologischen Bedingungen: d. h. die Gesammtheit aller geologischen, meteorologischen und topographischen Verhältnisse, welche den Standort ausmachen.

1) Der Einfluss des Windes auf die Zusammensetzung der Alpenflora ist jüngst einlässlich nachgewiesen worden durch P. Vogler in seiner Dissertation: Ueber die Verbreitungsmittel der schweizerischen Alpenpflanzen („Flora", Ergänzungsband 1901), wo gezeigt wird, dass in der alpinen Region die anemochoren Arten vorherrschen. — Ausser für den Transport hat der Wind auch eine grosse klimatische Bedeutung; er gehört also auch in die folgende Factorengruppe.

Um jedes Missverständniss zu vermeiden, betone ich nochmals den Unterschied zwischen Artenreichthum (absolute Zahl der verschiedenen Arten) und Artenliste (systematische Zusammensetzung) der Flora eines gegebenen Gebietes. Während die zweite bedingt ist durch die Quellen und Agentien der Einwanderung (Factor: Einwanderung), hängt der erstere fast ausschliesslich ab von den ökologischen Bedingungen des Gebietes (Factor: Standort). Nur das soll durch unser erstes Gesetz ausgedrückt werden: Der Artenreichthum eines Gebietes ist direct proportional der Mannigfaltigkeit der ökologischen Bedingungen innerhalb desselben. Alle anderen Gesetze, zu denen wir gelangen werden, unterstützen indirect diesen Fundamentalsatz.

Ob es sich im Folgenden um Artenreichthum, Gemeinschaftscoëfficienten, generischen Coëfficienten handelt, wir berücksichtigen in erster Linie immer die Anzahl der Arten, nicht ihre systematische Stellung. So gelangen wir zur Bestimmung des Einflusses, welchen die Verschiedenheit der ökologischen Bedingungen ausübt auf Zahl und Vertheilung der einer gegebenen Region angehörenden Arten.

Die ökologischen Unterschiede sind bedingt einerseits durch primäre Factoren, welche den Charakter des Standortes und damit die Formation selbst ändern können (Exposition, Neigung, Substrat etc.), anderseits durch secundäre Factoren, deren Aenderungen nur einfache Modificationen in Artenreichthum und Artenliste innerhalb einer und derselben Formation nach sich ziehen, ohne ihren physiognomischen Charakter wesentlich zu beeinflussen.

II. Die Beziehungen zwischen dem Artenreichthum und der Mannigfaltigkeit der ökologischen Verhältnisse.

Es klingt fast wie ein Gemeinplatz, wenn ich vorausschicke, dass die Flora eines Gebietes mit stark wechselndem Substrat reicher sei, als die eines einförmigen. Doch liess sich a priori nicht annehmen, dass zwischen dem Artenreichthum und der Mannigfaltigkeit der ökologischen Verhältnisse einer Gegend eine so enge, fast mathematische Beziehung besteht, wie die statistisch-floristische Untersuchung einiger Districte in den Alpen thatsächlich ergeben hat.

Ursprünglich hatte ich ein anderes Ziel im Auge. Ich wollte feststellen, wie weit die Nachbarschaft und topographische Verbindungen mit anstossenden Gebieten die Zusammensetzung

der Flora eines bestimmten Territoriums beeinflusse. Für die Untersuchung ging ich von folgenden drei Districten[1]) aus:

1. Das obere Becken der Sallanche und des Trient, zwischen der Dent du Midi und dem Buet (im Folgenden bezeichnet mit Trient oder T).

2. Das Wildhornmassiv, zwischen Sanetsch und Rawyl (Wildhorn oder W).

3. Das obere Becken der Dranses. Die Thäler von Bagnes, Entremont und Ferret, zwischen dem Col de Fenêtre und dem Col de Ferret (Dranses oder D).

(Bezeichnung für alle drei Districte zusammen: T—W—D)

Die drei Districte bilden annähernd die Ecken eines gleichseitigen Dreiecks mit circa 50 km Seitenlänge. Trotz ihrer relativen Nähe liegen sie aber doch in drei oder gar vier pflanzen-geographischen Bezirken: Trient in den lemanischen Alpen und dem Mont-blanc-Massiv; Dranses in den centralen Hochalpen (penninisches Massiv); Wildhorn in den nördlichen Hochalpen (Berner Alpen). Anderseits gehören alle drei (ausgenommen der Nordabhang des Wildhorns) zum Rhonebecken, grenzen aber auch an die Flussgebiete des Po resp. des Rheins.

Im Ferneren wechselt die Natur des Substrats sehr stark: das Wildhornmassiv besteht fast vollständig aus Kalk, das Becken des Trient theils aus Kalk, theils aus Gneiss; in dem der Dranses finden wir Protogin, krystallinische Schiefer, Carbonschichten, Kalk, Dolomit, Serpentin etc.

Es dürfte schwer halten, anderswo eine ähnliche Combination von Analogien und Differenzen in einem so engen Bezirk vereinigt zu finden.

Jeder der drei Districte besitzt zwei oder drei parallele Thäler, die natürliche Abschnitte ergeben. Für das Wildhornmassiv berücksichtige ich nur die beiden Hauptthäler von Iffigen und Küh-Dungel. Im Becken der Sallanche und des Trient sind zu unterscheiden die Thäler von Salanfe, Emaney und Barberine, im Becken der Dranses endlich diejenigen von Bagnes, Ferret und Entremont.

Um die Vergleichung durchführen zu können, ermittelte ich möglichst vollständig für jeden District und Abschnitt die Liste aller in der alpinen Region, d. h. über 1850 m, beobachteten Arten. Aus einer darauf gegründeten Tabelle konnte leicht die Zahl der

1) Der Ausdruck District, wie im ferneren (Districts-) Abschnitt Territorium, Gebiet, ist hier rein topographisch zu verstehen.

Arten jedes Districts und Abschnittes abgelesen werden. Zugleich ergab sich daraus die Zahl der zwei oder mehreren gemeinsamen Arten. Das Resultat dieser Zählungen ist in folgender Uebersicht enthalten:

1.	Gesammtgebiet Wildhorn—Trient—Dranses . .	circa 650	Arten[1])
2.	Gebiet von Wildhorn—Trient—Bagnes . . .	„ 615	„
3.	Becken der Dranses (Bagnes, Entremont, Ferret)	„ 600	„
4.	Becken des Trient (Emaney, Barberine, Salanfe)	„ 470	„
5.	Oberer Theil des Entremont (exclusive Hybride, Varietäten und Arten tieferer Lagen). .	„ 465	„
5b.	Oberer Theil des Entremont (inclusive Hybride, Varietäten und Arten tieferer Lagen). .	„ 600	„
6.	Bagnes (oberhalb Mauvoisin).	„ 415	„
7.	Becken des Trient (nur das Kalkgebiet) . .	„ 390	„
8.	Ferret (gegen den Col de Fenêtre und den Col de Ferret)	„ 360	„
9.	Wildhorn (von Sanetsch bis Rawyl inclusive) .	„ 350	„
10.	Becken des Trient (nur Gneisspartie) . . .	„ 310	„
11.	Thäler von Barberine und Vieux Emossons .	„ 310	„
12.	Wildhorn (exclusive Sanetsch und Rawyl) . .	„ 300	„

Die Terrains sind geordnet nach der Mannigfaltigkeit ihrer ökologischen Verhältnisse, nicht, wie ein Blick auf die Karte zeigt, nach ihrer Oberfläche. So erklärt sich, dass das kleine Thal von Barberine eine grössere Zahl von Arten besitzt, als das Wildhorn; denn hier tritt neben verschiedenen Kalkgesteinen auch Gneiss zu Tage.

Anderseits bedingt selbstverständlich nicht nur die geologische Natur des Subtrats den Wechsel im Artenreichthum. So ist denn auch die Kalkpartie des Trientbeckens reicher, als das ebenfalls aus Kalk bestehende Wildhornmassiv; denn jenes ist tiefer durchfurcht, besitzt sehr wechselnde topographische Gestaltung und fast keine nackten Schutthalden, während der Nordabhang des Wildhorns von grossen, sehr steilen Schutthalden bedeckt ist, auf deren groben Trümmern die Vegetation nicht Fuss fassen kann.

In obiger Uebersicht wird ferner auffallen, dass das Entremont eine fast so grosse Zahl von Arten besitzt, wie das viel weiter ausgedehnte und in der geologischen Unterlage viel variablere Becken des Trient. Auf den ersten Blick scheint diese Thatsache meinem

---

1) In diesen Zahlen sind (ausgenommen 5b) nur die „guten Arten“ enthalten, nicht auch Hybride und Varietäten.

Gesetz zu widersprechen; denn das Entremontthal erscheint geologisch ausserordentlich einheitlich, da es ganz im Casannaschiefer des Combinmassivs liegt; man könnte also sehr einheitliche ökologische Bedingungen vermuthen. Eine kritische Untersuchung der floristischen Elemente, welche aus diesem Thal von Tissière und Henri Jaccard[1]) erwähnt werden, führt mich aber zu Folgendem:

1. Eine grosse Zahl der Arten, Varietäten und Hybriden, welche bisher aus dem Hintergrund des Entremont und von dem sehr genau erforschten Aufstieg zum Grossen St. Bernhard angegeben sind, kommen wahrscheinlich auch in den weniger durchsuchten benachbarten Thälern vor, sind aber bis jetzt noch nicht beobachtet. Unter 140 Arten, Hybriden und Varietäten des Grossen St. Bernhard, welche den benachbarten Thälern zu fehlen scheinen, findet man 75 Unterarten, Varietäten und Hybriden, sowie mehr als 50 in der subalpinen Region verbreitete Arten, die nur selten und zufällig in die alpine Region hinaufsteigen. Die Gattung Hieracium allein ist in den angeführten Florenwerken mit 40 Arten, Varietäten und Hybriden vertreten. Das alles beweist die sehr genaue Erforschung dieses Gebietes.

2. Die einzigen wirklich dem Hintergrund des Entremont eigenen Arten sind entweder endemische Formen, wie *Chaerophyllum elegans* und einige Hieracien, oder auch sonst sehr sporadische Arten, wie *Valeriana celtica*. Es findet sich keine einzige darunter, deren Anwesenheit auf besonders günstige Einwanderungsbedingungen, die den Nachbargebieten fehlten, zurückgeführt werden muss.

3. Endlich ist die geologische Formation, die unter dem einheitlichen Namen Casannaschiefer zusammengefasst wird, absolut nichts Homogenes und Einheitliches. Es gibt vielleicht kaum ein Gestein, das so wechselnd ist in seinen physikalischen und chemischen Verhältnissen, wie der Casannaschiefer des Combinmassivs. Man findet alle Uebergänge von den härtesten Schichten mit dem Aussehen eines compacten Gneisses bis zu den lockersten Schiefern. Und nicht weniger veränderlich ist auch der Kalkgehalt.

Ferner ist hinzuzufügen, dass der obere Theil des Entremont viel ausgedehnter ist als der von Bagnes und Ferret und ausserdem eine sehr wechselnde topographische Gestaltung besitzt mit Schluchten, Plateaux und kleinen Thälchen, wodurch die Mannigfaltigkeit seiner

---

1) Tissière, Guide du botaniste sur le Grand St. Bernard. (Bull. de la Société Murithienne du Valais. Aigle 1868.) — Jaccard, Henri, Catalogue de la flore valaisanne. (Nouveaux mémoires de la Société helvétique des sciences nat. Vol. XXXIV. Zürich 1895.)

Standorte noch vermehrt wird. Aus diesen verschiedenen Erwägungen ergibt sich die Erklärung für den Artenreichthum des Entremont, und es ist der scheinbare Widerspruch zwischen demselben und der ökologischen Mannigfaltigkeit gelöst.

III. Die Mannigfaltigkeit der ökologischen Verhältnisse.

Selbst unter gleichen klimatischen Bedingungen sind, wie eben gezeigt, die ökologischen Verhältnisse äusserst mannigfaltig. Diese Mannigfaltigkeit wird hervorgebracht durch die Combination der drei Factoren: Exposition, Neigung, Substrat.

Es dürfte schwer halten, in der alpinen Region irgend ein Gebiet von einer gewissen Ausdehnung zu finden mit absolut homogenem Substrat, gleichmässiger Neigung und Exposition, kurz mit vollständig einheitlichen ökologischen Bedingungen. Die unendliche Mannigfaltigkeit des Milieus herrscht als Regel. Und doch, welcher Botaniker wird nicht überrascht durch den einheitlichen physiognomischen Charakter der Flora in der alpinen Region? Meist verlässt er diese Gebiete mit dem Eindruck, dass die grosse Mehrzahl der Arten auf Wiesen und Weiden sich stets wiederhole.

Aber dieser Widerspruch zwischen der Eintönigkeit der Pflanzendecke und der Mannigfaltigkeit der ökologischen Verhältnisse ist nur scheinbar. Sieht man ab von dem einheitlichen physiognomischen Gepräge, das die Höhenlage und die speciell damit zusammenhängenden Verhältnisse der Alpenflora verleihen, so kann man sich leicht durch eine floristisch-statistische Untersuchung überzeugen, dass die Artenliste selbst innerhalb der am besten charakterisirten Formation sehr variabel ist, auch wenn man nur ein beschränktes Gebiet in Betracht zieht.

Die trotzdem relativ kleine Zahl von Formationen hat ihren Grund darin, dass nicht jeder Wechsel im Milieu auch den sichtbaren Gesammtcharakter merklich ändert. Unsere Formationen entsprechen einer ebenso geringen Zahl von Standortstypen. Standorte wie: Wiese, Grashalde, Felsen, Geröll, Moor, Heide, Schneethälchen, Grat, Läger, Alluvion sind das Resultat einer kleinen Anzahl, bisweilen eines einzigen, besonders wirksamer Factoren erster Ordnung; in ihren secundären Charakteren können sie mannigfach differiren, ohne dass diese Differenz im physiognomischen Gesammtbild zum Ausdruck kommt. Nur die statistische Floristik erlaubt uns den Nachweis, wie grosse Differenzen in der Zusammen-

setzung einer Flora verbunden sein können mit einer verblüffenden physiognomischen Einheitlichkeit.

Betrachtet man die 615 Arten der Districte: Trient—Bagnes—Wildhorn (T—B—W), so erkennt man sofort, dass die grosse Mehrzahl derselben über den ganzen westlichen Theil der Alpen verbreitet ist, oder dass sie wenigstens in der näheren Umgebung aller drei Districte nirgends fehlen. Nur 28 Arten sind den penninischen Alpen eigen (d. h. sind bis jetzt in den beiden andern Districten oder deren nähern Umgebung noch nicht constatirt), fünf dem oberen Becken des Trient resp. dem Mont-Blanc-Massiv, fünf endlich der Wildhornkette resp. den Berner Alpen. Ausser diesen 38 Arten, zu denen man noch ungefähr 30 mit überhaupt mehr oder weniger sporadischer Vertheilung in unserer Gegend hinzufügen könnte, sind alle andern so allgemein verbreitet, dass man sie auf dem einen wie dem andern der drei Districte T, B und W erwartet. Trotzdem habe ich gefunden, dass von diesen 615 Arten kaum mehr als 200, also ungefähr $^1/_3$ der Gesammtzahl zugleich in allen drei Districten T, B und W vorkommen.

Anderseits fehlen 52 Arten von Bagnes (B) auf T und W, oder sind wenigstens bis jetzt daselbst noch nicht nachgewiesen [1]); 69 kennen wir nur aus dem oberen Becken des Trient (T), 27 nur aus dem Wildhornmassiv (W). Von diesen 148 Arten sind fast die Hälfte subalpin und in der tieferen Region bis 1800 m verbreitet, steigen aber nur ausnahmsweise höher, 38 besitzen wie gezeigt überhaupt eine beschränkte Verbreitung, und nur ungefähr 30 sind mehr oder weniger sporadisch vertheilt über unser Gebiet.

Endlich hat sich ergeben, dass:

21 in W und B verbreitete Arten T fehlen,
59 „ W „ T „ „ B „
90 „ B „ T „ „ W „

Diese Zahlen zeigen, dass die drei Districte T, B und W trotz ihrer gegenseitigen Nähe und der Aehnlichkeit ihrer allgemeinen klimatischen Verhältnisse eine sehr verschieden zusammengesetzte Flora besitzen.

Dieser Schluss wird noch weiter unterstützt durch die Gemein-

1) Es ist immer sehr gewagt, zu behaupten, dass eine bestimmte Art einem gewissen Gebiet vollständig fehle. Deshalb wähle ich diesen weniger absoluten Ausdruck. Allerdings sind die Gebiete, um die es sich hier handelt, so vollständig und seit so langer Zeit durchforscht, dass wohl nur eine recht kleine Zahl von Arten den Augen der Botaniker entgangen sein dürfte.

schaftscoëfficienten von je zwei und zwei der Districte T, W und D[1]). Es ergeben sich folgende Zahlen:

Trient und Dranses:	390 gemeinsame Arten auf	645 = 60 %	circa.
„ „ Wildhorn:	295 „ „ „	525 = 56 %	„
Dranses „ „	327 „ „ „	647 = 50 %	„

Für die einzelnen Abschnitte des Districts D erhielt ich:

Bagnes und Entremont:	370 gem. Arten auf	645 = 57 %.
Ferret „ „	300 „ „ „	555 = 54 %.
„ „ Bagnes:	275 „ „ „	545 = 50 %.

Ferner:

Trient-Kalk (mit 390 Arten) und Trient-Gneiss (mit 310 Arten): 225 gem. Arten auf 470 = 48 %.

Trient-Kalk (mit 390 Arten) und Wildhorn-Kalk (mit 350 Arten): 265 gem. Arten auf 475 = 56 %.

Der Gemeinschaftscoëfficient von je zwei unserer Districte, resp. Abschnitte, schwankt also zwischen 50 und 60 %. Je grösser die ökologische Analogie zweier Districte, um so grösser der Gem.-Coëffic. Nichts destoweniger scheint es mir, in Anbetracht der geringen Abweichung der extremen Werthe, gewagt, die Gem.-Coëff. als den exacten Ausdruck der ökologischen Analogie oder Differenz zu betrachten, welche zurückführbar wäre auf die Wirkung absolut identischer Factoren. Sie entsprechen zwar gewissen Differenzen in den ökologischen Bedingungen der verglichenen Territorien, aber es besteht zwischen dem absoluten Werth dieser Differenzen und dem der Gemeinschaftscoëfficienten keine mathematische Proportionalität.

Aus den obigen Zahlen ergibt sich nämlich, dass der Gem.-Coëff. zwischen Trient-Kalk und Trient-Gneiss nur 8 % niedriger ist als der zwischen Trient-Kalk und Wildhorn-Kalk.

Trotzdem die Arten des Gebietes T—W—D in allen benachbarten Alpen verbreitet sind, liess sich also constatiren, dass ein grosser Theil derselben in That und Wahrheit auf grosse Strecken fehlen, während dem Anscheine nach ihre Existenzbedingungen überall vorhanden sind.

Das ruft die Frage: Besitzen innerhalb ihres Areals auch die gemeinsten Arten, ähnlich wie die seltenen, eine discontinuirliche und sporadische Vertheilung?

---

1) Die folgenden Zahlen beziehen sich auf die Districte: Trient-Wildhorn-Dranses (T—W—D), während die vorhergehenden nur gelten für Trient-Bagnes-Wildhorn (T—B—W). Bagnes ist eines der drei Thäler des Dransesbeckens.

IV. Die Variabilität der floristischen Zusammensetzung der alpinen Weide der Alpen.

Um eine Antwort zu finden auf die am Schluss des vorigen Capitels gestellte Frage, setzte ich mir die Aufgabe, statistische Vergleichungen durchzuführen für die Arten eines einzigen Standortstypus. Als solcher schien mir die alpine Weide zwischen 1900—2400 m am geeignetsten. Ich wählte eine Anzahl Localitäten, möglichst vergleichbar in Bezug auf Feuchtigkeit und Neigung, sowie das Stadium der Flora. Unter Mithilfe befreundeter Botaniker nahm ich die genaue Artenliste auf, je für einen Streifen von ca. 100 m Breite zwischen den angeführten Höhenquoten. Da diese Aufnahmen für alle Localitäten nach gleicher Methode und unter gleichen Verhältnissen gemacht wurden, sind die Resultate vergleichbar. Ich gebe zunächst eine Uebersicht über die 10 untersuchten Localitäten, die im Folgenden nach ihrer Ordnungszahl citirt werden sollen:

1. Plan la Chaud (Val Ferret) auf kalkreichem Triasschiefer. 1900—2400 m. Exposition: West. 101 Arten.

2. La Peulaz (Val Ferret) auf gleicher Unterlage wie vorige. 1900—2300 m. Exposition: Ost. 107 Arten.

3. Col Ferret (Südabhang) auf unterm Jurakalk mit Quarzitbänken. 1900—2400 m. Exposition: SW. 106 Arten.

4. Alp von Tsessettaz (Entremont) auf Dolomit. 2000—2300 m. Exposition: Ost. 99 Arten.

5. Alp von Vingt-Huit (Bagnes) auf kalkreichem Triasschiefer und Casannaschiefer. 2000—2500 m. Exposition: West. 140 Arten.

6. Barberine (Trient) auf unterm Jurakalk. 1900—2300 m. Exposition: SW. 114 Arten.

7. Luisin (Emaney) auf Gneiss. 1900—2400 m. Exposition: West. 173 Arten.

8. Gagnerie (Salanfe) auf oberem Jurakalk. 1900—2450 m. Exposition: West. 165 Arten.

9. Iffigen (Wildhorn) auf Kreide- und Nummulitenkalk. 2000—2500 m. Exposition: SO. 147 Arten.

10. Küh-Dungel (Wildhorn) auf Kreide- und Nummulitenkalk. 1850—2300 m. Exposition: NO. 150 Arten.

Durch Vergleichung jeder dieser Localitäten je mit den neun andern, ergeben sich 45 Verhältnisse, deren Gemeinschaftscoëfficienten

analog folgendem Beispiel bestimmt werden: Plan la Chaud (Nr. 1): 101 Arten und la Peulaz (Nr. 2): 107 Arten, besitzen insgesammt 155 differente Arten; 53 sind beiden gemeinsam (101 + 107 — 53 = 155). Ihr Gem.-Coëff. ist also = 53 : 155 oder gleich 35 %; in der folgenden Tabelle ist dieses Verhältniss ausgedrückt durch 1 : 2 = 35.

Gemeinschaftscoëfficienten zwischen den Weiden 1—10.

1 : 2 = 35	2 : 9 = 23	5 : 6 = 39
1 : 3 = 40	2 : 10 = 32	5 : 7 = 30
1 : 4 = 40	3 : 4 = 39	5 : 8 = 38
1 : 5 = 37	3 : 5 = 39	5 : 9 = 36
1 : 6 = 21	3 : 6 = 27	5 : 10 = 22
1 : 7 = 21	3 : 7 = 30	6 : 7 = 30
1 : 8 = 28	3 : 8 = 28	6 : 8 = 29
1 : 9 = 35	3 : 9 = 26	6 : 9 = 30
1 : 10 = 31	3 : 10 = 28	6 : 10 = 33
2 : 3 = 36	4 : 5 = 37	7 : 8 = 26
2 : 4 = 26	4 : 6 = 27	7 : 9 = 27
2 : 5 = 38	4 : 7 = 24	7 : 10 = 34
2 : 6 = 30	4 : 8 = 30	8 : 9 = 31
2 : 7 = 29	4 : 9 = 39	8 : 10 = 38
2 : 8 = 28	4 : 10 = 34	9 : 10 = 42.

Die vorstehende Tabelle zeigt, dass die Gem.-Coëff. zwischen den Grenzen 20 und 40 liegen, bei einem Mittel von 32 % oder rund $^1/_3$. Im Allgemeinen besitzen die Localitäten mit physikalisch-chemisch ähnlichem Substrat die grössten, diejenigen mit verschiedenem die kleinsten Gem.-Coëff.

Die Coëfficienten zwischen 37 und 40 ergab die Vergleichung

von: Plan la Chaud mit Ferret,
„ „ „ „ „ Tsessettaz,
„ „ „ „ „ Vingt-Huit,
„ Tsessettaz „ Vingt-Huit,
„ „ „ Ferret,
„ La Peulaz „ Vingt-Huit.

Diese Localitäten liegen alle grösstentheils auf Kalkschiefer, reich an Silicaten, deren Farbe und Consistenz ebenfalls grosse Analogien aufweisen. Zwischen Tsessettaz (Dolomit) und Iffigen (magnesiumreicher Kalk) beträgt der Gem.-Coëff. 39 %; zwischen Iffigen und Küh-Dungel (beide auf dem gleichen magnesiumreichen Kalk) steigt er sogar auf 42 %. In beiden Fällen ist die physikalisch-chemische Aehnlichkeit des Substrats klar.

Bei Vingt-Huit mit Barberine	. . . .	39 %
" " " " Gagnerie	. . . .	38 "
" Küh-Dungel " "	. . . .	38 "

haben wir es mit üppigen, artenreichen Wiesen zu thun, wodurch der Gem.-Coëff. klarerweise noch erhöht wird, zumal auch das Substrat nicht stark verschieden ist.

Sobald aber hierin ein Unterschied vorhanden ist, sinkt der Gem.-Coëff. rasch. So besitzen die Wiesen von Luisin (173 Arten) auf Gneiss und Gagnerie (165 Arten) auf Kalk trotz ihrer Ueppigkeit und ihres Artenreichthums nur einen solchen von 26 %. Zwischen Plan la Chaud und Luisin, resp. Vingt-Huit und Küh-Dungel, die noch mehr differiren, fällt er sogar auf 21 resp. 22 %.

V. Die Variabilität der floristischen Zusammensetzung der alpinen Weide des Jura.

Wie eben gezeigt, entsprechen die Aenderungen im Werth der beobachteten Gemeinschaftscoëfficienten einigermaassen der grösseren oder geringeren Uebereinstimmung der verglichenen Localitäten. Es muss dabei aber sofort auffallen, dass in den Fällen anscheinend weitgehender Uebereinstimmung im Substrat der Gem.-Coëff. keinen höheren Werth erreicht. (Maximum in vorigem Capitel 42 %, Mittel 32 %.)

Ich glaubte, diese relativ geringen Werthe für ähnliche und nicht weit aus einander liegende Localitäten auf die grosse Verschiedenheit der übrigen ökologischen Verhältnisse in den Alpenthälern zurückführen zu müssen. Die Nähe von Schneefeldern, Gletschern oder kleinen Seen, die topographische Gestaltung der Umgebung, die allgemeine Orientirung der Thäler, ihre bald weitere, bald engere Verbindung mit der tieferen, warmen Zone oder im Gegensatz dazu ihre Abgeschlossenheit, all das sind äussere, indirecte Ursachen, welche selbst solchen Localitäten, deren eigentliche, innere Charaktere sehr grosse Analogie besitzen, wieder Verschiedenheiten aufprägen.

Es war aber zu erwarten, dass man in einem topographisch und geologisch einförmigeren Gebiete auch eine ähnliche Einförmigkeit in den Artenlisten verschiedener Localitäten finden werde. Diese Erwartung hoffte ich bestätigen zu können durch eine Untersuchung der Zusammensetzung der Flora in der alpinen Region eines Theils des südlichen Jura.

Diese Region ist im südlichen Jura äusserst einförmig von oberem Jurakalk getragen: Kimmerien und Sequanien, mit gelegentlich zu Tage tretendem Argovien. Die untersuchten Gipfel liegen zwischen dem Suchet und dem Reculet; in der Höhe schwanken sie zwischen 1671 und 1723 m, sind also bis auf ca. 50 m gleich hoch. Sie stehen alle am Südrand des Jura und heben sich vollständig analog aus der topographischen Gestaltung der Umgebung heraus. Ebenso eintönig bieten sie sich auch sonst dem Forscher dar: überall die gleichen, grasbewachsenen Kuppen, die gleichen weissen Kalkwände, die gleiche Trockenheit unter dem Einfluss der gleichen herrschenden Winde.

Die ganze Kette des südlichen Jura ist also ökologisch und floristisch unbestritten einförmig; aber diese Einförmigkeit wird geringer, sobald man eng umschriebene Localitäten mit einander vergleicht.

Die folgenden floristischen Angaben beziehen sich auf die Weide oberhalb der Höhenquote von ca. 1500 m. Es wurden sechs Abhänge und sechs Gipfel untersucht.

Abhänge:

1.	Am Grand Colombier	zwischen	1480	und	1560 m	ca.	Expos.	O.
2.	„ Reculet (val d'Ardran)	„	1480	„	1560	„	„	SW.
3.	„ „ „	„	1500	„	1600	„	„	SO.
4.	„ „	„	1500	„	1600	„	„	O.
5.	„ Montoisey	„	1530	„	1600	„	„	NO.
6.	An der Dôle	„	1480	„	1580	„	„	O.

Gipfel:

7.	Erster Gipfel des Grand Colombier	von	1650—1690 m.
8.	Zweiter „ „ „ „	„	1650—1680 „
9.	Gipfel des Reculet	„	1650—1720 „
10.	„ „ Montoisey	„	1650—1670 „
11.	Die beiden Gipfel des Mont Tendre	„	1600—1680 „
12.	Gipfel der Dôle	„	1600—1680 „

Auf allen 12 Localitäten zusammen constatirte ich 237 Arten. Die einzelnen Localitäten besitzen im Mittel 90 Arten, während sich für die 10 alpinen des Gebietes T—W—D im Mittel 130 ergaben. Die kleinere Zahl im Jura entspricht deutlich der grösseren Einförmigkeit desselben.

In den folgenden Zusammenstellungen vertheile ich die Arten nach ihrer Häufigkeit in folgende Kategorien:

1. sehr häufige Arten auf 11—12 Localitäten vorkommend,
2. häufige Arten „ 6—10 „ „
3. nicht häufige Arten „ 2—4 „ „
4. seltene Arten „ nur 1 Localität „

Zahl der Arten der Localitäten 1—12:

Localität	Häufige Arten inclusive sehr häufige	Nicht häufig	Selten	Total
1	59	30	17	= 106
2	55	28	10	= 93
3	54	23	1	= 78
4	50	15	0	= 65
5	50	5	1	= 56
6	57	28	3	= 88
7	70	39	1	= 110
8	57	23	1	= 81
9	64	24	2	= 90
10	45	11	0	= 56
11	65	39	11	= 115
12	72	37	21	= 150

Die Vergleichung von je zwei der Abhänge 1—6 ergibt für die verschiedenen Kategorien folgende Zahlen gemeinsamer Arten:

Verglichene Localitäten[1])	Häufige Arten incl. sehr häufige	Nicht häufige	Total	Gemeinschafts-Coëfficienten
1:2	47	11	58	= 41 %
2:3	38	11	49	= 41 „
3:4	37	4	41	= 41 „
4:5	33	1	34	= 40 „
1:6	43	10	53	= 39—40 %
3:6	41	5	46	= 40 %
		Mittlerer Gemeinschaftscoëfficient		= 40 %

Für die Gipfel 7—12 erhalten wir:

7: 8	56	17	73	= 62 %
7: 9	56	10	66	= 50 „
7:11	58	15	73	= 49—50 %
8:10	35	5	40	= 41—42 „
9:11	48	9	57	= 40 %
11:12	60	29	89	= 50 „
		Mittlerer Gemeinschaftscoëfficient		= 50 %

Die vorstehenden Ziffern zeigen, dass trotz der grossen Einförmigkeit der alpinen Region des Jura die Gemeinschaftscoëfficienten lange nicht so hoch steigen, als man erwartet. Im Mittel liegen sie

1) Für diese Vergleichungen wurden absichtlich solche Localitäten ausgewählt, welche auch dem äusseren Anschein nach am meisten Aehnlichkeit besassen.

nur um 13 % über dem für die 10 alpinen Localitäten gefundenen Mittel.

Den kleinsten Gem.-Coëff. mit $39^1/_2$ % besitzen die beiden entfernten Localitäten: Colombier und Dôle, die sich auch in ihrer Neigung ziemlich stark unterscheiden. Am grössten, 62 %, ist er zwischen den beiden Gipfeln des Colombier, die kaum 1 km von einander entfernt sind und auch sonst einander sehr ähnlich sind. Man fragt sich hier geradezu: Warum ist dieser Gem.-Coëff. nicht noch höher?

Wie nach den früheren Resultaten zu erwarten war, sind die Gem.-Coëff. zwischen je zwei Gipfeln grösser, als zwischen je zwei Abhängen. Auf den letzteren sind ja namentlich Neigung und Exposition viel mannigfaltiger, als auf den runden Kuppen der Gipfel.

Eine Vergleichung der Juraweide No. 1 (Colombier mit 106 Arten) mit den alpinen Weiden von Küh-Dungel (K mit 112 Arten), Barberine (B mit 114 Arten), Tsessettaz (T mit 99 Arten) und La Peulaz (P mit 107 Arten) gibt folgende Zahlen:

Verglichene Localitäten	Häufige Arten	Weniger häufige	Seltene Arten	Total der Arten	Gemeinsch.-Coëfficienten
1 und K	41	6	3	50	30 %
1 „ P	36	3	2	41	24 „
1 „ B	30	9	1	40	22 „
1 „ T	22	3	2	27	15 „

Von den vier alpinen Weiden, welche wir mit der Juraweide No. 1 verglichen haben, besitzt die von Küh-Dungel sicherlich das dem Jura ähnlichste Substrat (Kreidekalk), und wie zu erwarten, ist auch ihr Gem.-Coëff. am höchsten (30 %), umgekehrt verhält sich die von Tsessettaz auf Dolomit mit nur 15 % Gem.-Coëff.

Resumé der Capitel II—V.

Die in den vorstehenden Capiteln zusammengestellten Thatsachen führen zu folgenden Schlüssen, welche wenigstens für die untersuchten Gebiete den Charakter von Gesetzen besitzen:

1. *Die Artenzahl eines Gebietes ist direct proportional der Mannigfaltigkeit seiner ökologischen Verhältnisse.*

2. *Die Aehnlichkeit der ökologischen Verhältnisse zweier benachbarter Territorien innerhalb der gleichen natürlichen Region findet ihren Ausdruck im Gemeinschaftscoëfficienten der beiden Floren.*

3. *Ausser den allgemeinen ökologischen Factoren existiren für jede Localität eines bestimmten Standortstypus locale Variationsursachen,*

welche im Einzelnen wieder eine ökologische Mannigfaltigkeit bedingen, die ausgedrückt wird durch die Verschiedenheit der Pflanzenlisten.

Als primäre Factoren sollen diejenigen bezeichnet werden, welche die verschiedenen Standortstypen (Wiese, Moor, Schutt, Felsen etc.) bedingen, als secundäre Factoren diejenigen, welche bloss eine Variation verursachen innerhalb eines Standortes, ohne dessen eigentlichen Charakter zu verändern. Dann ergibt sich für unser Gebiet, dass die Veränderungen in den secundären Factoren genügen, um die Artenliste der alpinen Weide so umzugestalten, dass für je zwei Localitäten mindestens zwei Drittel der Arten verschieden sind.

Im Wesentlichen ist die Verteilung der Arten bestimmt durch die Resultante aller Factoren, welche das ökologische Milieu ausmachen. Es ist nun klar, dass selbst geringe Aenderungen dieser Resultante genügen, um eine bestimmte Artengruppirung in der Concurrenz zu begünstigen und so andere auszuschliessen.

4. Obschon die Artenliste innerhalb einer Formation stark wechselt von einer Localität zur andern, scheint der Gemeinschaftscoëfficient von je zwei Localitäten doch um einen Mittelwerth zu schwanken, der sich einer Constanten nähert, sobald man eine gross genuge Zahl von Localitäten berücksichtigt.

5. Je grösser die ökologische Mannigfaltigkeit innerhalb jedes der verglichenen Gebiete ist, um so grösser ist auch der Gem.-Coëff. ihrer Floren.

Wenn man zwei Districte von einer gewissen Ausdehnung vergleicht, so ist die Wahrscheinlichkeit, viele gemeinsame Arten zu finden, um so grösser, je mannigfaltiger die zugehörigen Standorte sind. So steigt der Gem.-Coëff. zwischen Trient und Dranses auf 60 %, zwischen Ferret und Bagnes auf 50 % (jedesmal das gesammte Gebiet betrachtet, nicht nur die Flora eines Standortes), während er für die alpinen Weiden im Mittel nur 32 % erreicht.

VI. Die Elemente der Gemeinschaftscoëfficienten.

Aus der relativen Constanz der Gem.-Coëff. könnte man zu schliessen versucht sein, dass eine kleine Gruppe von Ubiquisten, die sich auf jeder Localität finden, überhaupt dieselben bilden. Dieser Schluss ist aber unrichtig, wie folgende Zahlen zeigen: Von den 370 verschiedenen Arten, aus denen die Flora der 10 alpinen Weiden im Gebiet T—W—D sich zusammensetzt, sind 108, also beinahe ein Drittel, nur an einer einzigen Localität constatirt worden. Die übrigen 262 Arten zeigen folgende Verhältnisse:

zugleich	auf	2	Localitäten	kommen	vor:	73	Arten.
„	„	3	„	„	„ :	43	„
„	„	4	„	„	„ :	33	„
„	„	5	„	„	„ :	32	„
„	„	6	„	„	„ :	20	„
„	„	7	„	„	„ :	22	„
„	„	8	„	„	„ :	19	„
„	„	9	„	„	„ :	17	„
„	„	10	„	„	„ :	3	„

Nur drei Arten kommen also auf allen 10 Localitäten zugleich vor: *Gentiana excisa, Homogyne alpina* und *Nigritella angustifolia.* — Nur 81 (also ung. 22 %) finden sich auf mehr als der Hälfte der 10 Localitäten. Die Artenlisten der alpinen Weiden differiren so stark, dass der mittlere Gem.-Coëff. für je vier Localitäten von T—W—D auf 10 %, für je sechs auf $3^1/_2$% und für je acht auf **1**,6 % (also ungefähr drei Arten auf 200) fällt.

Zu gleichen Resultaten kommen wir bei der Prüfung der Artenvertheilung der 12 Localitäten aus dem Jura: Nur neun von den 237 Arten wurden auf allen 12 Localitäten constatirt; 64 je nur auf einer einzigen.

Nach ihrem Häufigkeitsgrad (vide oben) vertheilen sich diese 237 Arten folgendermaassen:

sehr häufig:	16	Arten	aus	16	Gattungen,
häufig:	64	„	„	50	„
nicht häufig:	93	„	„	70	„
selten:	64	„	„	58	„
Total:	237	Arten	aus	141	Gattungen.

Auf dieselben Kategorien[1]) vertheilen sich die 370 Arten der alpinen Localitäten von T—W—D folgendermaassen:

sehr häufig:	20	Arten
häufig:	93	„
nicht häufig:	149	„
selten:	108	„
Total:	370	Arten aus 210 Gattungen.

1) Im Gebiet T—W—D betrachte ich als:

sehr häufig:	Arten	zugleich	auf	9—10	Localitäten	vorkommend,
häufig:	„	„	„	5—8	„	„
nicht häufig:	„	„	„	2—4	„	„
selten:	„	nur	„	1	„	„

Das Resultat dieser Vergleichung ist überraschend. Trotz der Verschiedenheit in Artenreichthum und Artenliste der Weidefloren der Alpen und des Juras ist die procentuelle Vertheilung unter die vier Häufigkeitsgrade für beide Floren beinahe die gleiche, nämlich:

	Alpweide:	Juraweide:
sehr häufig . . .	6—7 %	5—6 %
häufig	27 „	25 „
nicht häufig . . .	40 „	40 „
selten	27 „	29 „

Dieses Resultat überrascht noch mehr, wenn man bedenkt, dass eine im Jura häufige Art in den Alpen selten sein kann und umgekehrt.

Von den Arten des Jura besitzen den gleichen Häufigkeitsgrad in den Alpen, nach den einzelnen Kategorien:

Von 16 im Jura sehr häufigen . . .	7
„ 64 „ „ häufigen	40
„ 93 „ „ nicht häufigen . . .	39
„ 64 „ „ seltenen	24
Von insgesammt 237 Arten des Jura	110

Anderseits: Von den 80 im Jura sehr häufigen und häufigen Arten sind auf T—W—D 15 „nicht häufig", 9 selten, 7 fehlen ganz.

Von den 93 im Jura „nicht häufigen" Arten sind auf T—W—D 15 häufig, 14 selten, 25 fehlen.

Von den 64 im Jura seltenen Arten sind auf T—W—D 10 häufig, 17 „nicht häufig", 13 fehlen.

Nicht einmal die Hälfte der 237 Arten des Jura besitzt also im alpinen Gebiet T—W—D den gleichen Häufigkeitsgrad. Bei den übrigen ist er verschieden, oder sie fehlen sogar ganz. Zu diesen letzteren gehören ausser einem Dutzend Arten, welche den Centralalpen überhaupt fehlen, hauptsächlich Arten der Waldregion, welche nur vereinzelt und zufällig in die Alpenregion hinaufsteigen.

Trotzdem also verschiedene Arten Jura- und Alpenweide bevölkern, sind die procentuellen Verhältnisse zwischen der Anzahl der Arten der vier Häufigkeitsgrade fast gleich. Diese Thatsache legt die Frage nahe, ob nicht für die Vertheilung der Arten nach Häufigkeitsgraden ein analoges Gesetz gelte, wie für die Variation der Organe ein und derselben Species (Galton'sche Curve). Ich gedenke in dieser Richtung meine Untersuchungen weiter zu verfolgen und möchte auch andere Pflanzengeographen dazu anregen.

Wie ich schon oben, bei der Besprechung der Gem.-Coëff. überhaupt, ausgeführt, müssen wir in secundären Factoren die

Ursachen der thatsächtlichen Vertheilung der Arten innerhalb einer Formation suchen. Und zwar wirken sie hauptsächlich in der Weise, dass sie Arten, welche einzeln das ganze betrachtete Gebiet erobern könnten, im Concurrenzkampf begünstigen oder benachtheiligen. Die Thatsache, dass die procentuelle Vertheilung auf die verschiedenen Häufigkeitsgrade constant ist, erlaubt darum den Schluss, dass auch die Vertheilung dieser secundären Factoren einem Gesetz entspreche, dessen Ausdruck gegeben ist durch die angeführte Vertheilung der Arten. Nachdem in neuerer Zeit Gesetze nachgewiesen worden sind für die Variation in der organisirten Welt, wäre ein solcher Nachweis von paralleler Variation der anorganischen Umgebung von grösstem Interesse.

VII. Der generische Coëfficient.

In jeder Pflanzengesellschaft, speciell auch auf der alpinen Weide, müssen wir, wie oben erwähnt, unterscheiden zwischen Artenreichthum (rein nummerisch) und Artenliste (systematisch). Grosse Dichte eines Bestandes hat zwar häufig eine Verarmung der Flora im Gefolge; nichtsdestoweniger können aber bisweilen grosser Artenreichthum und grosse Dichte verbunden sein, z. B. die Alpenweiden No. 6 und 7.

Artenreichthum, Artenliste und Dichte variiren also innerhalb eines Bestandes bis zu einem gewissen Grad unabhängig von einander. Immerhin ist es möglich, eine Beziehung aufzustellen zwischen Artenreichthum und Artenliste, die gegeben ist durch das Verhältniss der Zahl der vertretenen Genera zur Zahl der vorkommenden Arten; ich habe dieses Verhältniss als generischen Coëfficienten bezeichnet.[1])

[1]) Die Beziehung zwischen Zahl der Genera und Zahl der Arten kann auf zweierlei Weise ausgedrückt werden: 1. durch die Zahl der Genera, repräsentirt durch 100 Arten; 2. durch die mittlere Zahl der Arten jedes Genus. So enthält z. B. die Flora der Juraweide No. 1 106 Arten und 90 Genera; jedes Genus besitzt im Mittel 1,18 Arten. Diese Ausdrucksweise der Beziehung zwischen Art und Genus ergibt fast immer gebrochene Quotienten, die meist zwischen engen Grenzen, 1—5 oder 6 im Mittel, schwanken; dadurch wird die Vergleichung schwieriger und weniger auf den ersten Blick deutlich. Im Ferneren lassen sich Quotienten wie 1,18; 2,27; 4,66 nur schwer auf ganze Zahlen abrunden, ohne das Resultat stark zu verändern. — Aus diesen Gründen habe ich die erste Ausdrucksweise vorgezogen, indem ich, wie beim Gemeinschaftscoëfficienten, Alles auf 100 Arten umrechne. So bedeutet also: 106 Arten auf 90 Genera = 100 Arten auf 85 Genera; generischer Coëfficient = 85 %: 85 Genera sind repräsentirt durch 100 Arten. Je reicher an Arten eine Flora ist im Verhältniss zu den vertretenen Genera, um so kleiner ist also der generische Coëfficient.

Ich konnte in der That auch eine constante Beziehung finden zwischen dem dem Anscheine nach so unregelmässigen Verhältniss zwischen Zahl der Genera und Zahl der Arten einerseits und der Mannigfaltigkeit der ökologischen Verhältnisse des Gebietes anderseits, wie aus folgender Tabelle hervorgeht:

Juraweide No. 1 am Grand Colombier .	85	Genera auf 100 Arten,
Juraweiden 1—12 zusammen	60	„ „ „ „
Alpenweiden von T—W—D zusammen .	57	„ „ „ „
Gesammte alpine Region des südl. Jura	54	„ „ „ „
Gesammtes Wildhornmassiv (W) . . .	50	„ „ „ „
Gesammtes Gebiet von Trient (T) . .	45	„ „ „ „
„ „ „ Dranses (D) . .	40	„ „ „ „
„ „ „ T—W—D . .	33	„ „ „ „
Gesammte Schweizerflora	26	„ „ „ „

Diese Tabelle zeigt, dass der generische Coëfficient (d. h. das procentuelle Verhältniss von Genera zu Arten) umgekehrt proportional ist der Mannigfaltigkeit der ökologischen Verhältnisse. Während dieser von 85 auf 26 % fällt, werden in der That die betrachteten Gebiete ökologisch immer complexer.

Umgekehrt erhalten wir folgende Reihe:

1. Das Gesammtgebiet der Schweiz, umfassend: Jura, Mittelland und Alpen mit Seen, Gletschern, Torfmooren etc. etc. ökologische Mannigfaltigkeit gleich einem Maximum. Generischer Coëfficient = 26 %.

2. Die alpine und nivale Region der Gebiete Trient-Wildhorn-Dranses. Die ganze Reihe der Sedimente ist vertreten vom Gneiss bis zum Flysch. Sie umfassen Theile der drei grossen Alpenmassive: Centralalpen, Mont-Blanc-Massiv, Berneralpen. Gener. Coëff. = 33—34 %.

3. Das obere Becken der Dranses, bestehend aus den Thälern Bagnes, Entremont und Ferret mit Protogin, krystallinischen Schiefern, Carbonschichten, Kalk, Dolomit, Serpentin etc. Gener. Coëff. = 40 %.

4. Das obere Becken des Trient, weniger ausgedehnt als das vorige Gebiet mit etwas weniger variabelm geologischen Aufbau (Gneiss, Trias, Jura, Kreide). Gener. Coëff. = 45 %.

5. Das Wildhornmassiv: nur Kalkgestein, aber verschiedener Art und zwar: oberer Jura, Flysch, Nummulitenkalk und -Breccie, magnesiumreiche Felsen, sowie stellenweise eine Bedeckung mit kieselreichem Moränenmaterial. Gener. Coëff. = 50 %.

6. Die alpine Region des südlichen Jura vom Reculet bis zum Mont Tendre zwischen 1500 und 1700 m, vollständig gebildet von oberem Jura. Gener. Coëff. = 54 %.

7. Die 10 Weiden des Gebietes T—W—D: alle zum gleichen Standortstypus gehörend, aber verschieden nach Substrat, Exposition und bis zu einem gewissen Grad auch nach Höhe und Neigung. Die ökologische Mannigfaltigkeit ist sicher viel geringer als in einem Gebiet mit verschiedenen Standortstypen. Gener. Coëff. = 57 %.

8. Die 12 Localitäten des südlichen Jura: unter einander fast nur verschieden in Exposition und Neigung. Ihr Substrat (geologisch genommen) bietet nur geringe Differenzen. Gener. Coëff. = 60 %.

9. Betrachtet man nur eine Localität, z. B. den Abhang No. 1 am Grand Colombier, wo die ökologische Mannigfaltigkeit sehr tief sinkt, so steigt der gener. Coëff. auf 85 %.

10. Endlich steigt der generische Coëfficient auf 100 % auf sehr einheitlichen Standorten mit nur geringer Artenzahl. Solche Bedingungen erfüllen z. B. die Schneethälchen, deren Flora ebenso viele Genera als Arten umfasst: *Plantago alpina, Alchimilla pentaphyllea, Chrysanthemum alpinum, Cerastium trigynum, Gnaphalium supinum, Veronica aphylla, Cardamine alpina, Salix herbacea* etc. Ferner die Callunaheide, für die ich z. B. im Vallon d'Emaney[1]) auf 30 Arten 29 Genera fand.

Allgemein ausgedrückt: Alle jene Standorte, welche bedingt sind durch das starke Hervortreten eines Factors (besonders physikalisch-chemischer Natur), wie Heide, Salzsteppe, Seestrand etc., besitzen innerhalb eines beschränkten Gebietes einen maximalen generischen Coëfficienten.

Das Ergebniss wird zuverlässiger, wenn man Localitäten mit gleichgrosser Oberfläche in verschiedenen Regionen vergleicht. Dabei erhielt ich folgende Zahlen:

Localität:	Zahl der Arten:	Zahl der Genera:	Gener. Coëfficient:
1. Kalkabhang von Gagnerie	165	111	67 %
2. „ von Küh-Dungel, 1850—2200 m	150	104	69—70 %
3. Gneissabhang von Luisin	173	122	70—71 „
4. Abhang von La Peulaz auf Kalkschiefer	107	78	73 %
5. Kalkabhang von Küh-Dungel zwischen 1850 und 2000 m	111	85	79 „

1) v. Flore du haut bassin de la Sallanche und du Trient l. c. pag. 43.

Localität:	Zahl der Arten:	Zahl der Genera:	Gener. Coëfficient:
6. Westabhang des Reculet.	92	73	80 %
7. Gipfel des Grand Colombier . . .	110	84	80 „
8. Kalkabhang von Barberine	114	93	81 „
9. Abhang auf Glanzschiefer am Ufer der Viège ob Stalden	85	70	83 „
10. Ostabhang des Grand Colombier . .	106	90	85 „

Obschon eine Schätzung immer schwierig und subjectiv ist, glaube ich doch die vorstehenden Localitäten von der ökologisch complexesten zur einheitlichsten geordnet zu haben.

Das Resultat dieser zweiten Tabelle deckt sich also vollständig mit dem früher erhaltenen. In grossen Zügen zeigen die beiden Tabellen klar: der generische Coëfficient ist höher im Jura als in den Alpen, höher wenn nur eine Formation berücksichtigt wird statt mehrerer, noch höher für eine Weide der alpinen Region des Jura, als eine der Alpen bei gleicher Oberfläche.

Es besteht also in der That eine constante Beziehung, die den Charakter eines Gesetzes hat, zwischen der ökologischen Mannigfaltigkeit und dem generischen Coëfficienten. Dieses Gesetz ist zu formuliren: Der generische Coëfficient ist umgekehrt proportional der Mannigfaltigkeit der ökologischen Verhältnisse.

Das scheint auf den ersten Blick im Widerspruch zu stehen mit unserm ersten Gesetz, nach dem der Artenreichthum proportional ist der ökologischen Mannigfaltigkeit. Aber, wie man leicht constatiren kann, ist eben der generische Coëfficient innerhalb weiter Grenzen unabhängig vom Artenreichthum. So besitzen z. B. der Abhang von Gagnerie auf Kalk und der von Luisin auf Gneiss (sonst gleich nach Exposition, Neigung und Höhe) beinahe gleichviel Arten; aber trotzdem ist für den ersteren der generische Coëfficient um 4 % kleiner als für letzteren. Anderseits sind die gener. Coëff. von La Peulaz (No. 4) und Luisin (No. 3) fast identisch, trotzdem ihre Artenzahl sehr verschieden ist, 107 resp. 173. Uebrigens ist die Zahl der Arten innerhalb der alpinen Genera so verschieden, dass schon a priori eine weitgehende Proportionalität zwischen Zahl der Genera und Zahl der Arten ausgeschlossen erscheint.

Man ist sehr erstaunt über das verschiedene Verhalten der Arten gewisser Genera an verschiedenen Localitäten. So fand ich z. B. am Westabhang von Gagnerie (Dents du Midi) ungefähr ein Dutzend Gentianen und ungefähr 10 Weiden; auf dem Gneiss des gegen-

überliegenden Abhanges dagegen keine einzige Weide. Anderseits beobachtete ich auf der Moräne des Féegletschers und ebenso im Hintergrund des Vallon de Nant unterhalb der Dent de Morcles wieder ungefähr 10 Weiden. Der Hintergrund des Binnthales besitzt ungefähr 30 Arten, Hybriden und Varietäten aus der Gattung Hieracium.

Dieses Fehlen gewisser Genera auf Localitäten, wo man sie doch erwarten könnte, einerseits, die ungewöhnliche Zahl der Arten anderseits ist in den Alpen gar nicht selten.

Gleichwohl scheinen die Anforderungen der verschiedenen alpinen Arten eines und desselben Genus an ökologische Bedingungen (wenigstens soweit wir diese präcisiren können) in gleichem Maasse zu differiren, wie die der Arten verschiedener Genera. Jedenfalls kann man leicht constatiren, dass die alpinen Arten aus den Gattungen *Primula, Potentilla, Saxifraga, Gentiana* je ebenso verschiedene Anforderungen stellen wie die Arten aller fünf Gattungen zusammen. In gleichem Sinne spricht die Thatsache, dass im Verhältniss zur grossen Zahl der alpinen Arten die Zahl der exclusiv alpinen Gattungen kaum in Betracht fällt.

Es erhebt sich nun die schon oben bei der Besprechung der Häufigkeitsverhältnisse gestreifte Frage, ob sich in der Natur quantitativ und qualitativ verschiedene Variationsursachen finden lassen, von denen die eine specifische[1]), die andere die generische[1]) Mannigfaltigkeit bestimmt.

Eine Thatsache drängt sich in jedem Fall auf. Im Concurrenzkampf, der zwischen den zahlreichen Arten, welche einem bestimmten Standort, z. B. der alpinen Weide, sich anpassen könnten, entsteht, werden die verschiedenen Arten ein und desselben Genus grösstentheils verdrängt durch Arten verschiedener Genera. In einer so dichten Formation, wie alpine Weide, wirkt die Concurrenz in der Richtung der Elimination des Aehnlichen und der Bevorzugung der Contraste.

Der Schluss, zu dem wir durch das Studium der Pflanzenvertheilung gelangen, ist also im Wesentlichen nichts Anderes als eine allerdings unerwartete Consequenz des grossen Gesetzes der natürlichen Selection. Die Resultante einer Anzahl äusserer Factoren wirkt als Selectionsursache, nicht auf die einzelnen Species, sondern auf die Gruppirung der Arten, auf den Bestand.

Es ist auch hier, wie bei der Selection überhaupt, zu unterscheiden zwischen in den Organismen selbst liegenden

1) Art und Genus mehr auf physiologische als auf taxinomische Merkmale begründet.

inneren Ursachen und der Wirkung äusserer Factoren, gegen die sich die Organismen rein passiv verhalten.

Nun ist aber für die Vertheilung der Arten auf der alpinen Weide, die Wirkung der in den Pflanzen selbst liegenden Ursachen auf ein Minimum reducirt. Wenigstens können wir nicht nachweisen, dass die eine oder andere Art dem betrachteten Formationstypus besser oder weniger gut angepasst sei; denn für sich allein scheint jede auf der Weide gleich gut gedeihen zu können. Die unendliche Mannigfaltigkeit in der Gruppirung der Arten an verschiedenen Localitäten muss also vor Allem zurückgeführt werden auf äussere Factoren, d. h. auf secundäre Unterschiede in den ökologischen Factoren oder ihrer Gruppirung. Selbstverständlich müssen minime Differenzen in den Ansprüchen der Arten ebenfalls vorhanden sein. Aber die secundären Factoren schliessen keine der concurrirenden Arten absolut aus; da sie aber bestimmte Arten begünstigen, wird durch sie an jedem Punkt der alpinen Weide aus der Zahl der concurrirenden möglichen Arten eine bestimmte Gruppe ausgewählt.

Wenn meine Ueberlegungen richtig sind, so ergibt sich der definitive Schluss: In der Hauptsache ist die Vertheilung und Gruppirung secundärer ökologischer Factoren die Ursache der Vertheilung der Arten, und die auffallenden localen Veränderungen in der Zusammensetzung der alpinen Weide sind das Resultat der Gruppenauslese durch äussere Ursachen.

Wie wir nachgewiesen haben,. besteht also in der Vertheilung der Arten eine unerwartete Gesetzmässigkeit, die ihren Ausdruck findet in zahlenmässigen Beziehungen, wie: das Verhältniss zwischen dem generischen Coëfficienten und der Mannigfaltigkeit der ökologischen Bedingungen; die relative Constanz des Gemeinschaftscoëfficienten; das constante Verhältniss zwischen dem Artenreichthum eines Gebietes und seiner ökologischen Mannigfaltigkeit. Weitere Beziehungen, wie: das Verhältniss zwischen Zahl der Arten und individueller Frequenz, die Beziehungen der generischen Coëfficienten der Choripetalen, Gamopetalen und Apetalen etc. gegenüber dem allgemeinen generischen Coëfficient, gedenke ich in einer spätern Arbeit zu behandeln.

Im Einzelnen sind diese gesetzmässigen Beziehungen nicht bedingt durch wesentliche innere Eigenschaften der Arten; man muss vielmehr annehmen, dass ihre Ursachen in der Vertheilung der äussern Factoren selbst liegen. Die beobachteten phytostatischen Variationen sind also in der Hauptsache zurückzuführen auf ausserhalb der Organismen liegende Ursachen.

Resumé der Kapitel VI und VII.

6. Zwischen den verschiedenen verglichenen Localitäten der Alpen und des Jura nähert sich der Gemeinschaftscoëfficient der Floren einem Mittel, das für die betreffende Region charakteristisch ist.

7. Die verschiedenen Gemeinschaftscoëfficienten mehrerer Localitäten innerhalb eines Gebietes sind nicht durch Ubiquisten, sondern durch wechselnde Artengruppen bedingt.

8. Die relative Anzahl der Ubiquisten innerhalb eines gegebenen Gebietes (d. h. derjenigen Arten, die auf allen oder fast allen Localitäten desselben gefunden werden) *ist äusserst gering.*

9. Der generische Coëfficient ist umgekehrt proportional der Mannigfaltigkeit der ökologischen Verhältnisse des betrachteten Gebietes.

VIII. Schluss.

Die Vertheilung der Arten in der alpinen Region ist im Wesentlichen bestimmt durch die gegenwärtigen ökologischen Bedingungen.

In dem betrachteten Gebiet ist die Anzahl der streng localisirten Arten nicht bedeutend. Unter diesen alpinen Arten mit beschränktem Areal kann man zwei Gruppen unterscheiden:

1. Tertiäre Arten. Diese sind sehr constant, variiren kaum mehr und breiten sich nicht weiter aus. Sie beschränken sich auf die Erhaltung ihres jetzigen Areals, in dem sie schon sehr lange existiren.

2. Junge Varietäten. Diese bilden sozusagen locale Endemismen, welche noch nicht genügend als Arten fixirt sind, um neue Gebiete zu erobern.

Im Allgemeinen bewohnen die Arten der ersten Kategorie Standorte, an denen specielle Verhältnisse vorherrschen, wo also nur ein beschränkter Concurrenzkampf stattfindet. Diese Arten sind fast die einzigen, deren jetzige Verbreitung auf alte, historische Bedingungen zurückzuführen ist.

Die locale Vertheilung der grossen Mehrzahl der alpinen Arten ist das Resultat eines Concurrenzkampfes zwischen denselben, bei dem die jetzigen ökologischen Verhältnisse den Ausschlag geben. Jede Localität besitzt in That und Wahrheit nur eine kleine Zahl derjenigen Arten, welche sie „beherbergen“ könnte.

Selbst die gemeinsten Arten haben eine mehr oder weniger sporadische Verbreitung, und nur eine sehr kleine Zahl sind wirkliche Ubiquisten.

Für jeden Punkt der alpinen Region bestehen zwischen der Vertheilung der Arten und den ökologischen Verhältnissen bestimmte constante Beziehungen, die den Charakter von Gesetzen haben. Diese Beziehungen sind zweierlei Art. Die einen sind rein numerisch, nämlich:

1. Zwischen der Mannigfaltigkeit der ökologischen Verhältnisse und der Anzahl der Arten eines bestimmten Gebietes (Gesetz des Artenreichthums).

2. Zwischen der Analogie der ökologischen Verhältnisse zweier Localitäten und der Zahl der beiden gemeinsamen Arten (Gesetz der Gemeinschaftscoëfficienten).

Die andern sind zugleich numerisch und specifisch. Hierher gehört besonders die Abhängigkeit des Verhältnisses zwischen der Zahl der Genera und der Zahl der Arten von der Mannigfaltigkeit der ökologischen Bedingungen (Gesetz des generischen Coëfficienten). Dieses Gesetz zeigt uns, dass die verschiedenen Arten ein und desselben Genus im Concurrenzkampf sich gegenseitig schärfer anschliessen, als die Arten verschiedener Genera.

In dem Maasse, wie ein Standort einförmiger wird, lässt sich eine viel raschere Abnahme der Zahl der Arten als die Zahl der Genera beobachten. Und wenn schliesslich die ökologische Einförmigkeit ein Maximum erreicht, gehören die bleibenden Arten des Bestandes ebenso vielen verschiedenen Genera an.

Diese Thatsache, welche ein Analogon findet in der Flora der Inseln, wo die monotypen Genera vorherrschen, gestattet uns, das Genus nicht nur als eine mehr oder weniger willkürliche systematische, auf taxinomische Merkmale gegründete Einheit zu betrachten, sondern auch als eine reelle ökologische Einheit mit bestimmten innern Werth.

Lausanne (Schweiz), März 1902.

Die Verschiebungen an Helianthusköpfen im Verlaufe ihrer Entwickelung vom Aufblühen bis zur Reife.

Von

B. Leisering.

Hierzu Tafel XIII—XV.

Einleitung.

Der wichtigste Theil des Schwendener'schen Werkes (II)[1]) über „Die mechanische Theorie der Blattstellungen" beschäftigt sich mit den Verschiebungen, die in einem System von einander berührenden Organen eintreten müssen, wenn das Mutterorgan, an dem dieselben befestigt sind, ein in einem Sinne vorwiegendes Wachsthum zeigt, also stärker in die Breite, als in die Länge wächst, oder umgekehrt. Schwendener wies mit Hilfe des Dachstuhlprincipes nach, dass bei solchem einseitig geförderten Wachsthum ein Wechsel in den Contactlinien eintreten muss, und dass damit stets eine Aenderung in der Divergenz, d. h. dem Winkelabstand je zweier auf der Grundspirale der Bezifferung nach auf einander folgender Organe nothwendig verknüpft ist. Es gelang ihm, auf diesem Wege die hohe Annäherung der Divergenzen an den Grenzwerth des goldenen Schnittes, wie sie bei manchen Compositenköpfchen vorkommt, zu erklären. Den gleichen Effect, wie die Dachstuhlverschiebungen, hat in Betreff der Divergenzänderungen das Kleinerwerden der Organe, das ebenfalls ausführlich von Schwendener behandelt und auf die Principien der Dachstuhlverschiebungen zurückgeführt wird. Auf eine nähere Auseinandersetzung der Beweise Schwendener's verzichte ich; die Kenntniss der mechanischen Theorie der Blattstellungen in ihren Grundzügen muss vorausgesetzt werden. Solche Botaniker, die mit ihr weniger bekannt sind, finden eine klare und kurze Darstellung der Hauptsätze derselben aus der Hand Weisse's in Göbel's (I) „Organographie".

Die Lehre Schwendener's von den Verschiebungen ist nicht unangefochten geblieben. Die Einwände, die gegen sie erhoben wurden, richteten sich einerseits gegen die theoretischen Deductionen ihres Autors. Zunächst trat C. de Candolle (I) auf mit der Behauptung, seitliche Verschiebungen, wie Schwendener sie annehme,

1) Die römischen Ziffern hinter den Autorennamen beziehen sich auf das Litteraturverzeichniss am Schluss der Arbeit.

Fig. 4.

Fig. 5.

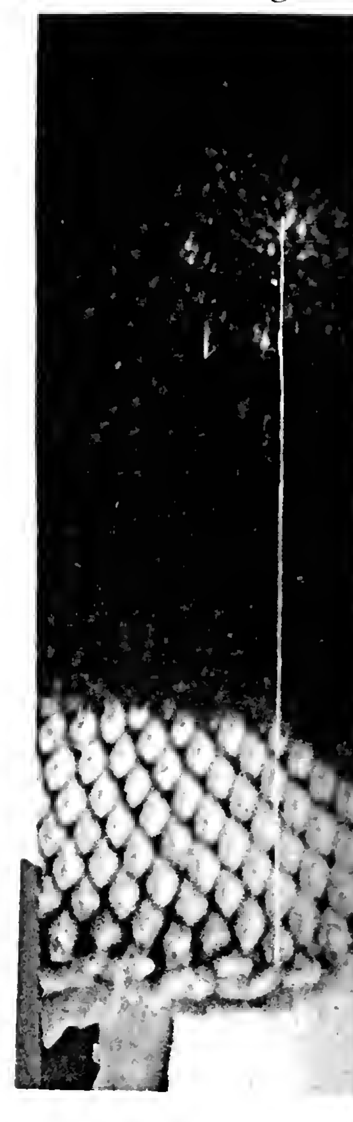


Fig. 1.

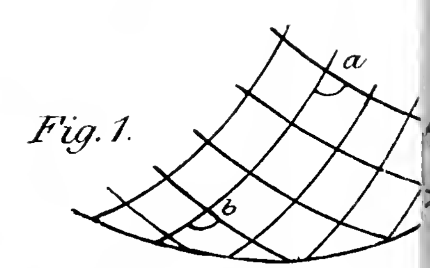


Fig. 13. (3/4)

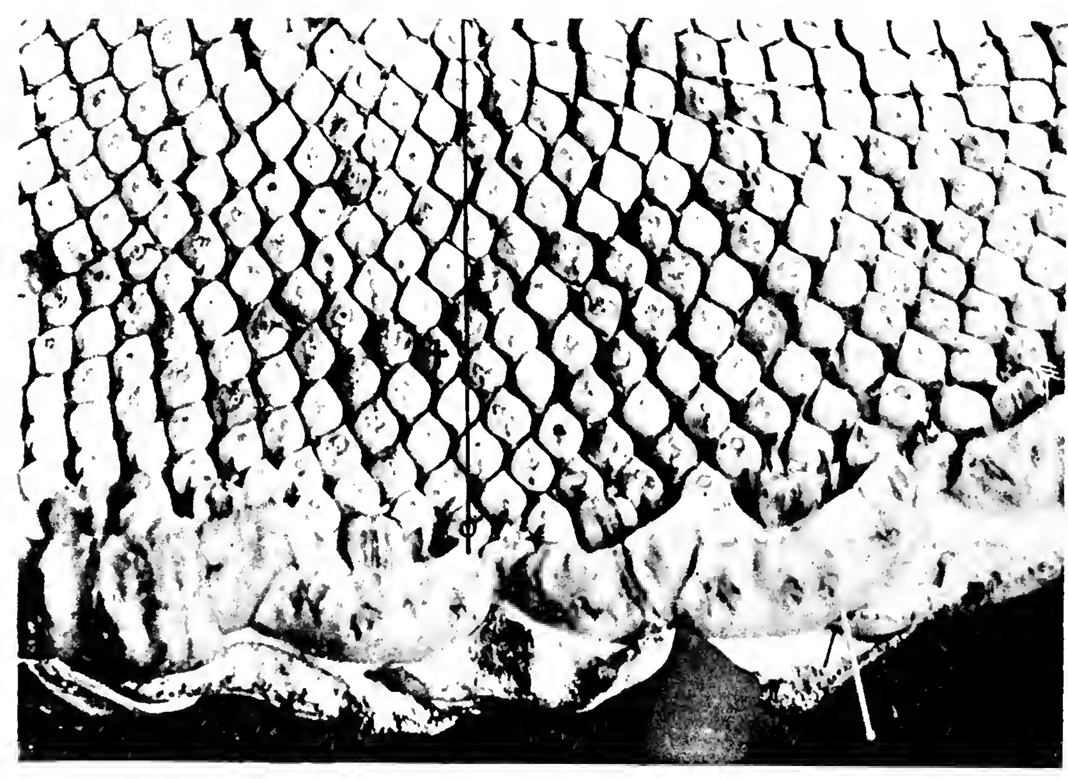


Fig. 2.



B. Leisering phot. et del.

Fig. 6.

Fig. 3.

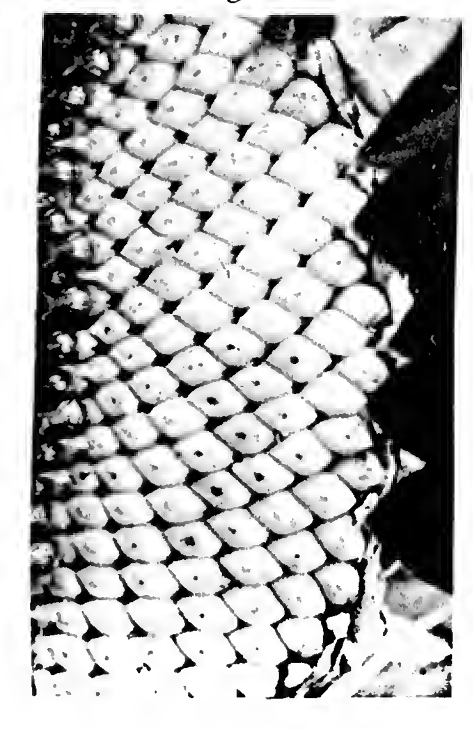
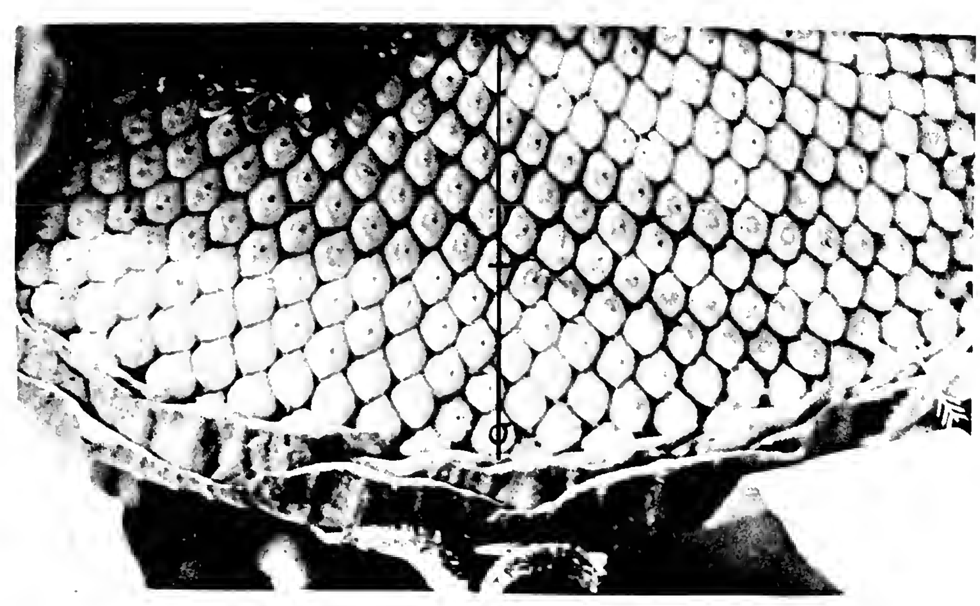
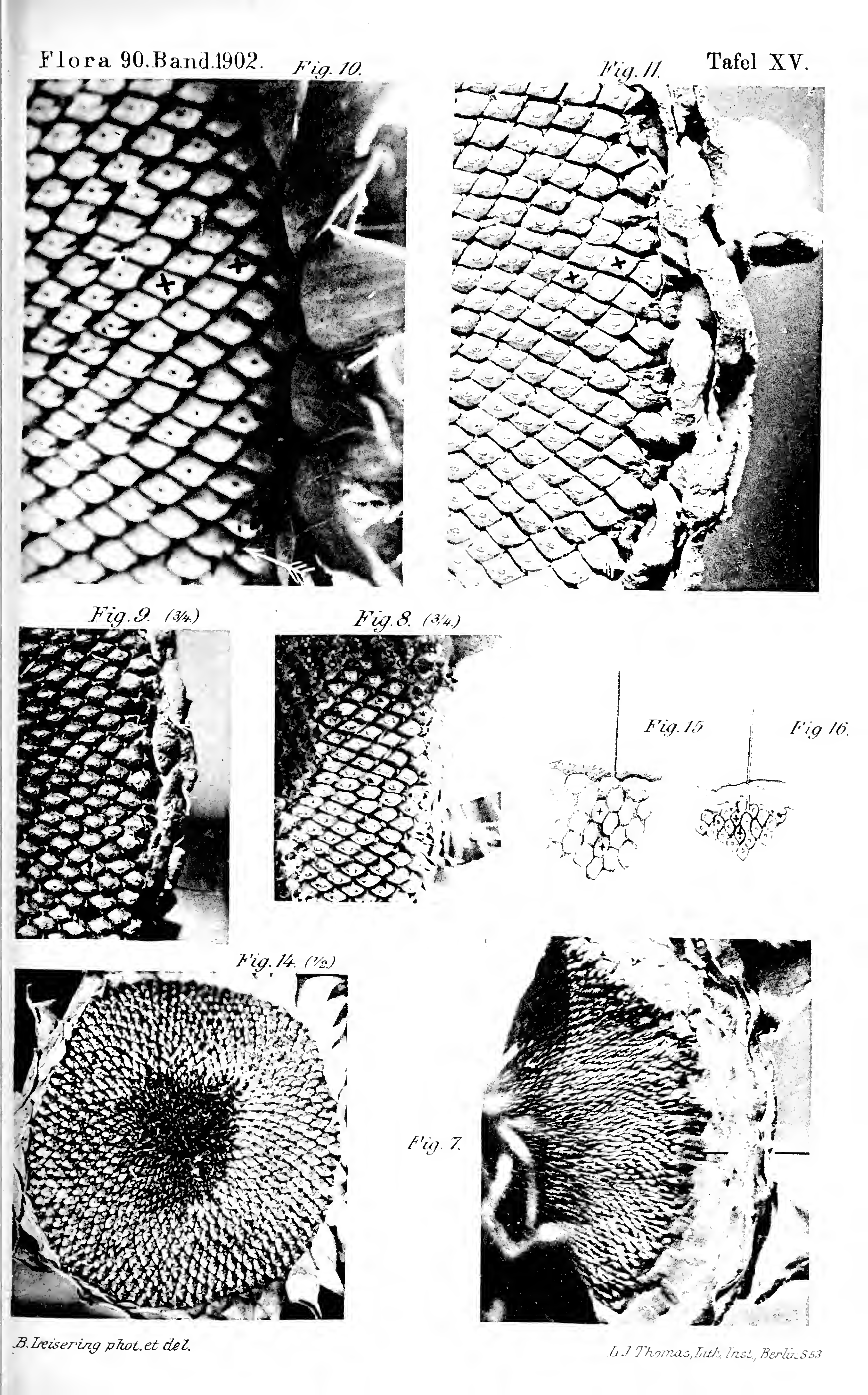


Fig. 12. (3/4)



L. J. Thomas, Lith. Inst., Berlin S 53.



B. Leisering phot. et del.

L. J. Thomas, Lith. Inst., Berlin S. 53.

seien nicht nothwendig, die Organe könnten ebenso gut bei vorwiegendem Längen- oder Breitenwachsthum der Achse sich in senkrechten Linien heben oder senken, ohne ihre seitlichen Divergenzen nur im Geringsten zu ändern.

Der zweite, der sich in einer längeren Kritik der Beweisführung Schwendener's erging, war Schumann (II), der als Ergebniss seiner theoretischen Betrachtungen bezeichnet, „dass das Dachstuhlgesetz Schwendener's, auf Grund dessen bei verschiedenen Maassen von Längen- und Dickenwachsthum in einem Organsysteme Verschiebungen eintreten müssten, nicht richtig sein kann. . . .“

Auf diese theoretischen Einwände hat Schwendener (III, VI) zwei Mal ausführlich erwidert; ich verzichte daher darauf, hier des Näheren auf dieselben einzugehen.

Doch nicht nur die theoretische Beweisführung Schwendener's wurde angegriffen, sondern auch die praktische; d. h. es wurden die Beobachtungen, die er in seiner Arbeit als Belege für das thatsächliche Vorkommen der Verschiebungen in der Natur vorgeführt hatte, als irrthümlich hingestellt. Diese Zweifel an der Richtigkeit resp. Stichhaltigkeit der von Schwendener vorgebrachten Beobachtungsthatsachen wurden ungefähr gleichzeitig von Schumann (II, in Betreff der Pandanaceen bereits in I) in der oben bereits erwähnten Arbeit und von Jost (I) in der Bot. Zeitung ausgesprochen.

Schwendener hatte als Beispiele für die Divergenzänderungen an Systemen mit vorwiegendem Längenwachsthum die Pandanaceen [1]) und die Laubtriebe der Coniferen angeführt, für solche mit vorherrschendem Breitenwachsthum die Köpfchen von Compositen, speciell Helianthus annuus. Bei allen diesen Objecten suchten Jost und Schumann durch Beobachtungen die Ergebnisse Schwendener's als völlig hinfällig nachzuweisen. Schumann fasst seine Resultate in die vernichtenden Worten zusammen (l. c. pag. 268): „Aus meinen Beobachtungen an den Compositenköpfchen, sowie aus meinen Messungen und Versuchen an wachsenden Nadelholzzweigen geht mithin unbedingt hervor, dass die von Schwendener berechneten, durch Prüfung der in der Natur vorliegenden Verhältnisse aber nicht genügend bestätigten Verschiebungen der Berührungszeilen nicht stattfinden.“ Und Jost kommt, vor Allem in Betreff der Coniferen, zu genau demselben Urtheil.

Was nun zunächst die Frage bei den Pandanaceen und den Coniferen anbetrifft, so verzichte ich auf eine nähere Besprechung oder

1) Ges. bot. Mitth. I. S. 169.

Kritik, da ich mich mit der Blattstellung dieser Pflanzengruppen nicht beschäftigt habe, also auch kein Urtheil darüber aussprechen möchte. Schwendener hat in seinen Erwiderungen gegen Schumann die Pandanaceenblattstellung mehrfach ausführlich besprochen und auch für die Coniferen neues Beobachtungsmaterial vorgebracht.

Dagegen möchte ich näher eingehen auf die Compositen, da die nachfolgenden Untersuchungen sich mit den Blüthenköpfen von Helianthus beschäftigen werden.

Schwendener (I) hatte in der vorläufigen Mittheilung, die er seiner „Mechanischen Theorie . . .“ vorangehen liess, über die Verschiebungen bei Helianthus Folgendes gesagt: „In einer Blüthenknospe von Helianthus annuus, deren Scheibe ca. 3—4 mm Durchmesser hatte, kreuzten sich die 21er und 34er Zeilen nahezu rechtwinklig und die Blüthenanlagen hatten eine stumpfkantig-quadratische Form. Organ O war also einerseits in Contact mit Organ 21, anderseits mit 34; in der mittleren Richtung berührten sich kaum die Kanten von O und 55. In der ausgewachsenen Sonnenblume dagegen ist zunächst dem Rande der Contact zwischen O und 21 ausnahmslos ganz, derjenige zwischen O und 34 wenigstens zum Theil und bei grösseren Exemplaren ebenfalls ganz aufgehoben, indem die Hauptcontactlinien jetzt den 55er und 89er Zeilen entsprechen. . . . Voraussichtlich würde die Vergleichung der früheren Jugendzustände noch grössere Unterschiede ergeben.“ In seinem Hauptwerk kommt Schwendener auf diese Verschiebungen bei Helianthus nicht wieder zurück.

Gegen die Stichhaltigkeit der angeführten Beobachtungen wenden sich nun sowohl Schumann wie Jost mit der Bemerkung, dass diese Messungen gar nicht vergleichbar wären. Schumann (II) führt des Näheren aus, dass bei beliebig herausgegriffenen Sonnenblumen zur Zeit, wenn sie noch ganz junge Köpfe von wenigen Millimetern Durchmesser besitzen, oft bereits die 55er und 89er Zeilen vorhanden seien, also dasjenige Stellungsverhältniss, welches Schwendener bei seinem reifen Exemplare vorgefunden habe, und dass umgekehrt bei ausgewachsenen Köpfen nicht selten 21er und 34er, ja sogar manchmal niedrigere Ziffern als Contactzeilen vorkämen. Aus diesem Grunde sei ein Vergleich je eines jungen und alten Exemplares nicht statthaft.

Er selbst führt dann eine Reihe von Zählungen an jungen und alten Köpfen vor, aus denen seiner Meinung nach hervorgehen soll, dass eine Verschiebung in Schwendener's Sinne „im höchsten Maasse unwahrscheinlich ist“. Er findet im Jugend- und Endstadium dieselben Parastichenzahlen.

Diese Erwägungen in Betreff der Vergleichbarkeit der Schwendener'schen Daten erhalten einen Schein der Berechtigung durch den Umstand, dass aus den oben citirten Worten Schwendener's hervorzugehen schien, dieser habe wirklich nur je ein oder wenige Exemplare der verschiedenen Altersstufen mit einander verglichen. Dass dies nicht der Fall war, sondern dass er eine sorgfältige Methode bei der Anstellung der Vergleichung angewandt hatte, geht erst aus der nachträglichen Mittheilung Schwendener's hervor, die er über diesen Punkt in seiner Erwiderung auf Schumann's Kritik gab (1899). Dort beschreibt er die Methode der Vergleichung folgendermaassen (pag. 900):

„Nachdem ich eine Reihe von Aufnahmen junger Helianthus-Köpfe, sowohl endständiger wie seitenständiger, gemacht und mich endlich überzeugt hatte, dass die untersuchten Jugendstadien in Bezug auf die Zahl der Contactlinien nicht übereinstimmen, liess ich im folgenden Jahre ein kleines, gut vorbereitetes Stück Land mit Sonnenrosen bepflanzen und prüfte dann die Terminalköpfe, sobald sie angelegt waren, auf ihre Vergleichbarkeit. Hierbei ergab sich, dass von fünf Köpfen mindestens vier für die Contactlinien randständiger Blüthen dieselben Zahlenverhältnisse darbieten, und ebenso erwiesen sich die späteren Stadien mit ungefähr gleichem Procentsatz als vergleichbar." Schumann's Messungen hält Schwendener seinerseits für durchaus nicht vergleichbar. Dasselbe meint er auch von Jost's Befunden an Chrysanthemum Leucanthemum, die dieser auf ungefähr dieselbe Methode wie Schumann erhalten hatte.

Um die Frage jedoch definitiv auf diesem Wege zu entscheiden, veranstaltete Schwendener im vorigen Jahre eine Wiederholung des schon einmal von ihm angewandten soeben mitgetheilten Verfahrens. Die Resultate sind in einer besonderen kleinen Abhandlung veröffentlicht; sie fielen nicht übermässig günstig aus deshalb, weil die Exemplare trotz möglichst gleichmässiger Behandlung eine recht grosse Variabilität zeigten, die der Vergleichbarkeit natürlich ziemlich hindernd in den Weg trat. Immerhin geht aus den Tabellen mit einiger Sicherheit hervor, dass Contactwechsel im Laufe der Entwickelung eintritt: „Terminalköpfe, bei denen im Jugendstadium bei einem Scheibendurchmesser von 2,5—3,5 mm die 34er und 55er Zeilen häufig als Contactlinien fungiren, zeigen z. B. später nur noch 55er und 89er; die 34er sind durchgehends zurückgetreten" (VI. pag. 1057).

Wenn nun auch auf diesem indirecten Wege ein völlig stichhaltiger Nachweis der Verschiebungen bei Helianthusköpfen erbracht

ist, so kann doch ein Verlangen nach einem directen Beweise nicht unterdrückt werden. Die Gegner jeder Verschiebungslehre werden solchen Vergleichen von Durchschnittszahlen stets ein ungläubiges Misstrauen entgegenbringen und an allerhand mögliche Täuschungen und Irrthümer denken, zumal, wenn die Vergleichszahlen so geringe Unterschiede ergeben, wie bei der Helianthusuntersuchung, von der soeben berichtet wurde.

Derartige Versuche, Verschiebungen durch directe Beobachtungen an einem und demselben Kopf nachzuweisen, sind nun in der That bereits vorgenommen worden, und zwar wiederum von Schumann. Er verfuhr dabei im Wesentlichen folgendermaassen:

Bei solchen Köpfen, welche bereits soweit entwickelt waren, dass sie einen Zutritt durch den Hüllkelch zu ihrer inneren Oberfläche zuliessen, die also schon einen Durchmesser von 3,5—4 cm besassen, brachte er mit Tusche „einen dünnen Strich der Richtung der Spreuschuppen folgend über die ebene Fläche von aussen nach innen“ an, indem er die Blätter des Hüllkelches so weit zurückbog, dass er bequem zu der Oberfläche gelangen konnte. Dann controllirte er den Strich öfter bis zu dem Zeitpunkt, wo die Köpfchen etwa den doppelten Durchmesser, 6—8 cm, erreicht hatten. Er fand dabei nun, dass „eine Verbiegung der geraden Linien in keinem Fall constatirt werden“ konnte (II. pag. 268). Da solche Verbiegungen aber seiner Ansicht nach eine nothwendige Consequenz der Schwendener'schen Theorie sein sollen, so fällt mit seinem negativen Befund auch der ganze Theil der Theorie, welcher sich auf diese Veränderungen bezieht, von selbst in Nichts zusammen. Auf die Beschreibung seiner ganz ähnlichen Versuche bei Rudbeckia kann ich verzichten, da diese Pflanze nicht in den Bereich meiner Untersuchungen gezogen wurde.

Da hätten wir ja nun einen scheinbar völlig logischen und unwiderleglichen Beweis, dass sich wirklich an den Helianthusköpfen nichts verschiebt! Wird doch die ganze Schumann'sche Kritik einschliesslich der soeben beschriebenen Versuche und Schlussfolgerungen von anderer Seite für „völlig einwandfrei“ erklärt! Doch sehen wir zu, ob dieser Beweis in der That so vernichtend ist, wie er einem unkundigen Leser auf den ersten Blick erscheint.

Zunächst fragt es sich, ob wirklich, wie Schumann meint, nach der Schwendener'schen Theorie bei seinem Versuch Verschiebungen hätten zu Tage treten müssen. Und da erkennen wir ohne grosse Schwierigkeit, dass sich in die theoretischen Erwägungen,

die Schumann der Darstellung seines Versuches vorausschickt und auf denen diese fusst, ein sehr schwer wiegender directer Fehler eingeschlichen hat, der den Verfasser zu einer völligen Verkennung des Problems geführt hat. Dieser Fehler steckt nämlich darin, dass Schumann den Begriff des Längenwachsthums der Achse bei den Blüthenscheiben falsch aufgefasst hat. Er überlegt nämlich etwa folgendermaassen: Bei Coniferenzweigen besteht nach Schwendener ein vorwiegendes Längenwachsthum, dasselbe besteht darin, dass der Stengel allmählich ein Vielfaches seiner ursprünglichen Länge erreicht, während der Durchmesser des Zweiges wenig zunimmt, jedenfalls viel weniger, als seine Länge. Das Gegentheil hiervon haben wir nun offenbar bei den Sonnenblumen, oder allgemein bei scheibenförmig sich entwickelnder Achse, denn dann ist deren Zunahme in der Längsrichtung, d. h. das Wachsthum der Höhe der Scheibe, verschwindend gegenüber ihrem Breitenwachsthum. Doch hören wir Schumann selbst (pag. 266): „Die Zunahme der Höhe in einem Köpfchen ist im Verhältniss zur Wachsthumszunahme in der horizontalen Richtung so ausserordentlich gering, dass wir die erstere gleich 0 setzen können.“ Noch deutlicher geht seine Auffassung über Längen- und Breitenwachsthum an den Helianthusköpfen aus einer anderen Stelle hervor (pag. 265): „Ich habe gezeigt, dass ein plumper Vegetationskegel, dessen Durchmesser und Höhe gleich sind, die Form eines Uhrglases annimmt, dass später ein umwallter Krater entsteht, der sich allmählich wieder in einen uhrglasförmigen und endlich flachen Körper umbildet. Der innere Abfall des Walles ist mit Blüthen bedeckt; der Körper erfährt eine dauernde Zunahme in die Breite. Unter der Voraussetzung, dass das Schwendener'sche Calcül richtig ist, müssen nothgedrungen in dem Rahmen dieser Gestaltsveränderungen auch schon Verschiebungen einsetzen, denn die beiden oben genannten Voraussetzungen (sc. lückenloser Contact in den Organen und bevorzugtes Wachsthum in transversaler Richtung) sind erfüllt.“

Für Schumann liegt die Sache also mit anderen Worten so: Bei der Entwickelung der Helianthusköpfe ist das Längenwachsthum gleich 0, oder höchstens gleich der Zunahme der Scheibendicke (-Höhe) vom Ansatz des Stieles gerechnet bis zur Oberfläche, das Breitenwachsthum besteht in der Zunahme des Durchmessers der Scheibe. Damit ist natürlich für ihn bewiesen, dass während der ganzen Entwickelung des Kopfes ein sehr vorwiegendes Breitenwachsthum stattfindet; und für ein solches

behauptet Schwendener Dachstuhlverschiebungen mit Auftreten höherer Contactzeilen.

Die Sache liegt jedoch ganz anders. Das Wachsthum in der Längsrichtung wird bei scheibenförmiger Achse für die auf derselben inserirten Organe repräsentirt durch die Vergrösserung des Radius der Scheibe, das Breitenwachsthum durch Zunahme der Peripherie. Die Peripherie wächst nun aber bekanntlich in genau demselben Verhältniss wie der Radius, bei doppeltem Halbmesser haben wir auch einen doppelten Umfang. Von einem vorwiegenden Breitenwachsthum kann also keine Rede sein, solange die Organe in demselben Maasse an Durchmesser zunehmen, wie die Peripherie der Scheibe an Umfang. Ist dies während des ganzen Verlaufes der Entwickelung der Fall, so finden keine Verschiebungen statt, sondern die Scheibe wächst dann in derselben Weise, als ob sie mit der Lupe oder dem Mikroskop vergrössert würde. Wachsen dagegen die Organe langsamer im Durchmesser als die Peripherie, so haben wir ein vor dem Wachsthum der Blüthen vorwiegendes Breitenwachsthum der Achse, d. h. der Scheibe, und dann und nur dann treten Verschiebungen ein. Das Wesentliche dabei ist also die Aenderung des Verhältnisses zwischen Organdurchmesser und Umfang der Scheibe.

Aus diesen theoretischen Betrachtungen, die auch zum Verständniss unserer eigenen nachfolgenden Untersuchungen nicht ohne Werth sein werden, geht nun ohne Weiteres hervor, dass der negative Befund Schumann's mittelst seiner Tuschestriche auch nicht die geringste Beweiskraft besitzt, zumal da die Zeit, während der er die Beobachtungen anstellte, nur einen verhältnissmässig kurzen Abschnitt in der Entwickelung des Blüthenkopfes umfasste, nämlich nur die Zeit während der Zunahme des Durchmessers der Köpfe um 4 cm. In dieser Epoche kann das Wachsthum der Organe gerade zufällig ungefähr mit dem des Umfanges gleichen Schritt gehalten haben, was vielleicht früher oder später nicht der Fall war.

Aber auch diese Annahme ist gar nicht nöthig; es ist durchaus nicht ausgeschlossen, dass doch Verschiebungen während der Beobachtungsdauer eintraten, die nur in Folge der unvollkommenen Methode nicht bemerkt wurden. Wenige Worte werden dies erläutern: Eine „Verbiegung der geraden Tuschlinien“ bei seitlicher Verschiebung ist überhaupt gar nicht zu erwarten. Die Linie bleibt gerade und wird nur in ihrer Richtung abgelenkt. Auf eine solche Ablenkung in der Richtung hat aber Schumann, wie es scheint,

gar nicht geachtet. Auch wäre ihm wohl eine Constatirung einer solchen Verschiebung nicht ganz leicht geworden, da er die ursprüngliche Richtung seiner Linien sich kaum so genau merken konnte, wie dies zur Constatirung kleiner Ablenkungen nöthig ist, und da somit ein präciser Vergleich nicht möglich war. Wir werden auf diesen Punkt der seitlichen Verschiebung seiner Tuschelinien noch nach Darstellung unserer Untersuchungen kurz zurückkommen. Vorläufig begnügen wir uns, erkannt zu haben, dass der Versuch Schumann's direct Veränderungen an Helianthusköpfen nachzuweisen, aus mehreren Gründen als unvollkommen und nicht stichhaltig angesehen werden muss.

Der Einzige, der einen derartigen Versuch wenigstens andeutungsweise wiederholt hat, ist Schwendener. Dieser theilte in seiner Arbeit über „die Divergenzänderungen an Helianthusköpfen“ (1900) anhangsweise das Resultat einiger Messungen mit, die an denselben Köpfen zwei Mal nach einander mit einem Zwischenraum von etwa 14 Tagen vorgenommen wurden. Die Köpfe waren schon bei der ersten Messung fast ausgewachsen, ihr Durchmesser war aber doch in der Zwischenzeit noch um etwa 28 mm (im Durchschnitt) gewachsen. Aus den Zahlenangaben geht nun hervor, dass der Dachstuhlwinkel sich in der Zeit vom ersten zum zweiten Termin weiter geöffnet hatte, im Durchschnitt um ca. 7°. Diese Zahlen machen allerdings, wie Schwendener selbst zugibt, „keinen Anspruch auf Genauigkeit, da bei solchen Messungen kleinere Beobachtungsfehler kaum zu vermeiden sind“. Wir werden nachher sehen, dass diese Beobachtungsfehler doch nicht so klein sind, wie man zuerst anzunehmen geneigt ist, und wie auch der Verfasser damals annahm, als er als Assistent Schwendener's die erwähnten Messungen ausführte.

Doch ergab das Resultat dieser zweimaligen Messung für mich die Anregung, in diesem Jahre eine genauere und umfangreichere Wiederholung dieses Theiles der Untersuchung vorzunehmen und die Frage womöglich definitiv zu lösen, ob noch nach dem Erblühen der Köpfe von Helianthus annuus sich Verschiebungen der Blüthen resp. Früchte an einem und demselben Exemplar im Verlaufe der weiteren Entwickelung mit Sicherheit nachweisen lassen.

Beobachtungsmethoden.

Aus unserer obigen Kritik der Schumann'schen Versuchsanstellung ergibt sich mit Nothwendigkeit, dass es für die Durchführung der Untersuchung von grösstem Vortheil wäre, wenn man

Anfangs- und Endstadien neben einander hätte, so dass man beide in Ruhe und mit aller wünschenswerthen Genauigkeit mit einander vergleichen könnte. Das einfachste und beste Mittel aber, sich von dem Anfangszustand ein völlig naturgetreues Bild zu bewahren, ist die Photographie. Daher beschloss ich, von mehreren Sonnenblumen zu verschiedenen Zeiten der Entwickelung Aufnahmen zu machen, wozu mir ein vorzüglicher, dem Berliner botanischen Institut gehöriger photographischer Apparat zur Verfügung stand. Für die freundliche Ueberlassung desselben zu unumschränkter Benutzung und für die freigebige Bereitstellung der Mittel des Institutes bin ich Herrn Geh. Rath Prof. Dr. Schwendener zu aufrichtigem Danke verpflichtet. Eine langjährige Uebung im Photographieren kam mir bei der Ausführung der Aufnahmen recht zu statten.

Ich liess nun in meinem Wohnsitz Pankow in der Gärtnerei von O. Puttlitz Ende April ein kleines Stückchen Land mit Sonnenblumensamen beschicken. Von den aufgehenden Pflänzchen liess ich etwa 20 der kräftigsten stehen. Ihren Wuchs beförderte ich dadurch möglichst, dass ich ihnen im Laufe des Sommers noch einige Dunggüsse verabfolgen liess. Auch entfernte ich alle auftretenden Seitentriebe, damit die endständige Blume zu um so ansehnlicherer Grösse heranwüchse. So entwickelten sich denn auch unter dieser Fürsorge die Exemplare prächtig, so dass die grössten Scheiben den ganz beträchtlichen Durchmesser von etwa 30 cm erreichten. Gegen das Ausfressen der Samen von Seiten der Vögel wurden die Köpfe nach dem Verblühen mittels Gaze zugebunden.

Ausser den Pankower Pflanzen benutzte ich noch drei Sonnenblumen im Universitätsgarten für die Untersuchung, die unten als Exemplar 19—21 aufgeführt sind.

Was nun den Zeitpunkt der ersten Aufnahmen anbetrifft, so sind in dieser Hinsicht gewisse Grenzen gezogen, die nicht leicht überschritten werden dürften. Darauf hat auch Schumann bereits hingewiesen (pag. 264).

Bis zu dem Zeitpunkt des Aufblühens neigen nämlich die Hüllblätter ganz dicht über der Scheibe zusammen und bilden einen sehr wirksamen Schutz für dieselbe. Sie verhindern natürlich einen Zutritt zur Oberfläche der Scheibe und müssen vor Herstellung einer photographischen Aufnahme beseitigt werden. Dies habe ich auch bei einigen Köpfen versucht. Ich schnitt sämmtliche Hüllblätter mit einem scharfen Messer an der Basis ab; die zu dieser Zeit noch sehr kurzen Zungenblüthen liess ich unversehrt. Der jüngste Kopf, den

ich in dieser Weise behandelte, besass bei Ausführung der Operation einen Durchmesser von etwa 1,8 cm. Waren die der schützenden Hülle beraubten Köpfe in ihrer Entwickelung schon etwas vorgeschritten, so ertrugen sie den doch recht schweren Eingriff wider Erwarten gut. Waren sie dagegen noch sehr jung, geringer im Durchmesser als etwa 4 cm, so stellte sich sehr bald heraus, dass sie in ihrem Wachsthum zuerst ganz bedeutend beeinträchtigt wurden. Sie wuchsen nach der Operation zunächst überhaupt gar nicht weiter, sondern schrumpften merklich zusammen, wobei sich die Ränder der Scheibe unregelmässig verbogen. Später, nach Verlauf einiger Wochen, erholten sie sich allerdings dann wieder soweit, dass sie ihr scheinbar sistirtes Wachsthum wieder aufnahmen, zur Blüthe gelangten und Samen ansetzten, wenn auch die Köpfe merklich kleiner blieben als die der übrigen weniger stark verletzten Exemplare.

Wenn so einerseits eine zu frühe Entfernung der Hüllblätter mit ernsten Gefahren für die weitere Entwickelung der Pflanze verknüpft war, so stellte es sich andererseits heraus, dass eine photographische Fixirung der Verhältnisse in diesem Stadium nur unvollkommen gelang. Zunächst nämlich erscheinen die einzelnen Blüthen und Parastichen auf der Platte selbst bei einer Aufnahme in natürlicher Grösse so klein, dass von einer genauen Winkelmessung kaum mehr die Rede sein kann; auch sind in der Regel die Partieen am Rande der Scheibe, auf die es hauptsächlich ankommt, vor Allem nicht scharf und deutlich genug präcisirt. Dazu kommt, dass die Aufnahmen im Freien, am lebenden Kopf vorgenommen werden müssen. Es ist aber selten so windstill, dass die Pflanzen sich nicht, selbst wenn man sie festbindet, im Winde ein wenig hin- und herbewegen. Und da eine Momentaufnahme in natürlicher Grösse infolge des grossen Bildabstandes vom Objectiv selbst bei Anwendung sehr lichtempfindlicher Platten ausgeschlossen erscheint, so ist es nicht leicht und eine Sache des Zufalls, genügend scharfe Bilder von solchen ganz frühen Anfangsstadien zu erhalten.

Dazu kommt dann noch ferner, dass in diesem Alter die Spreublättchen die Blüthen verdecken. Diese Spreublättchen stehen zwar natürlich in denselben Parastichen wie die Blüthen, und die Winkel, in denen ihre Parastichen zusammenstossen, sind ohne Frage dieselben, wie bei jenen, aber auf der Photographie ist die Verfolgung der Zeilen bei den Spreublättchen oft sehr erschwert und manchmal beinahe unmöglich.

Aus diesen Gründen fertigte ich bei den meisten Exemplaren die erste Photographie erst zu dem Zeitpunkt an, wo sich die Hüll-

blätter gerade öffneten oder ganz kurz vorher. Innere Hüllblätter und die jetzt sehr langen Zungenblüthen wurden vor der Aufnahme, wenn sie sich über die Scheibe herüberbeugten, am Grunde abgeschnitten, was jetzt ohne Gefahr für die weitere Entwickelung des Kopfes geschehen konnte.

Während der Blüthezeit werden die Schrägzeilen infolge des Wirrwarrs der dicht gedrängt stehenden Kronzipfel, Staubbeutel und Narben sehr undeutlich. Erst wenn die Blumenkronen sich mit Leichtigkeit von den unreifen Früchten abstreifen lassen, lohnt sich eine neue Aufnahme, da die Früchte die Parastichen natürlich ebenso deutlich zeigen, wie die Blüthen. Es wurden daher in diesem Stadium wenigstens von einigen Köpfen Aufnahmen gemacht und dann schliesslich nochmals je eine von den reifen abgeschnittenen Köpfen. Obgleich an diesen selbst die Winkel zwischen den Parastichen gemessen wurden, zeigte sich doch die Nothwendigkeit, Aufnahmen auch von diesem Endstadium zu besitzen, da die Köpfe bald beim Vertrocknen sich verkrümmen und für eine einwandfreie Vergleichung nicht mehr zu brauchen sind.

Der Apparat wurde natürlich immer so aufgestellt, dass die Platte möglichst parallel der Stelle des Kopfes stand, auf die es ankam, da sonst die Winkel auf dem photographischen Bilde unrichtig wiedergegeben worden wären. Bei einer nach aussen convexen Gestalt, wie sie bei älteren Köpfen mehrfach vorkam, musste die Aufnahme demgemäss schräg von aussen erfolgen, und auf solchen Photographieen sind nur die Winkel in einer engbegrenzten Partie richtig auf der Photographie wiedergegeben. Und dies genügt ja auch für einen Vergleich, wenn es nur gelingt, dieselbe, wenn auch engbegrenzte Stelle auf den Photographieen der verschiedenen Entwickelungsstufen immer wieder zu finden.

Und damit kommen wir zu der äusserst wichtigen Frage der Identificirung derselben Stellen des Kopfes in den verschiedenen Entwickelungsstadien. Zunächst handelt es sich darum, ob und wie weit denn überhaupt eine derartige genaue Identificirung nöthig ist. Auf den ersten Blick sollte man meinen, dass, wenn man in der Peripherie, der Randgegend einer Scheibe, die Winkel zwischen den Parastichen misst, dann am ganzen Umfang ungefähr, mit allerdings vielleicht kleinen Abweichungen, die gleichen Werthe erhalten werden müssten. Sobald man aber irgend einen beliebigen, scheinbar beim ersten Ansehen noch so regelmässigen Kopf daraufhin genauer betrachtet, erkennt man sofort, dass die Unter-

schiede in den Winkeln viel grösser sind, als man erwarten sollte. Bevor ich jedoch zur Mittheilung des Ergebnisses derartiger Betrachtungen übergehe, halte ich es für angebracht, einige Bemerkungen über die Art der Winkelmessung zu machen.

Der Winkel zwischen den Parastichen, der immer gemessen wurde, ist derjenige, welcher an dem Schnittpunkt der Parastichen nach der Peripherie des Kopfes zu sich öffnet, oder mit anderen Worten, der Winkel an der Spitze des Dreiecks, dessen Basis von der Peripherie des Kopfes, und dessen beide anderen Seiten von den Dachstuhlsparren, d. h. den Schrägzeilen, gebildet werden. Der Mittelpunkt einer Blüthe, resp. einer Frucht, wurde als Scheitel genommen und die Richtung der oft ungleichmässig gebogenen Parastichen in zweifelhaften Fällen dadurch bestimmt, dass die Verbindung zwischen den Mittelpunkten der beiden dem Scheitelorgan benachbarten Organe, d. h. etwa die Tangente an die gekrümmte Parastiche ausgezogen wurde. Auf den Photographien wurden diese Linien weiter verlängert und der eingeschlossene Winkel mit dem Transporteur gemessen. Einige der Photographien, die von Jugendstadien stammten und die Blüthen in besonders kleinen Dimensionen zeigten, wurden zwecks sicherer Winkelmessung vergrössert. Herrn Oberlehrer G. Günzel zu Berlin, der mir die Vergrösserungen in liebenswürdigster Weise anfertigte, möchte ich auch hier meinen Dank dafür aussprechen.

An den Köpfen wurde entweder in die Vertiefung zwischen zwei Samenreihen eine Stopfnadel in der Richtung der betreffenden Parastiche eingesteckt oder aber eine solche Nadel in der Richtung der oben beschriebenen Tangente über das betreffende Scheitelorgan gehalten, der Transporteur an die andere Parastiche angelegt und so an der Richtung der Stopfnadel der Winkel direkt abgelesen. Es ist zuzugeben, dass diese Methoden der Winkelmessung etwas unvollkommen sind und nicht absolut genaue Werthe liefern. Diese Ungenauigkeit, die in der Regel kaum den Betrag von etwa 1—2 Graden überschreiten dürfte, fällt aber wenig in's Gewicht gegenüber dem Umstand, dass oft die Richtung der Parastiche oder der Tangente an dieselbe in dem betreffenden Punkte sich nur angenähert bestimmen lässt. Meine Methode ist auf jeden Fall für unseren Zweck völlig ausreichend. Dass die Winkelmessung stets mit möglichster Objektivität ausgeführt wurde, braucht wohl kaum erst hervorgehoben zu werden.

Führt man nun in der beschriebenen Weise rings an der Peri-

pherie eines Kopfes sehr viele Messungen aus, so kommt man, wie schon oben bemerkt, zu dem Ergebniss, dass die erhaltenen Werthe sehr stark von einander differiren. Zum Beispiel vergleiche man die Werthe mit einander, die unten von Exemplar No. 1, dem reifen Kopf, aufgeführt sind. Man sieht, dass die Werthe schwanken zwischen 61° und 101°, und dass dazwischen alle nur möglichen Werthe vertreten sind; der Unterschied zwischen höchstem und niedrigstem Betrage ist hier = 40°. Bei anderen Köpfen ist dieser Unterschied etwas geringer, z. B. bei Exemplar 7, wo er 29° und Exemplar 15 (unter 3), wo er 24° beträgt, doch wird er selbst bei sehr regelmässigen Köpfen den Betrag von 20° stets erreichen. Die Schwankungen in der Grösse des Winkels vertheilen sich natürlich in der Weise auf den Umfang, dass in gewissen Regionen niedrige Werthe erhalten werden, die nach den Seiten hin zunehmen, und umgekehrt. Nichtsdestoweniger kommen, wie die unten mitgetheilten Beobachtungsreihen auf Schritt und Tritt beweisen, häufig beträchtliche Sprünge in den Winkelwerthen bei benachbarten Parastichen vor. Dies liegt dann an Störungen und unregelmässigen Verbiegungen der Reihen, wie sie am Rande der Scheibe oft genug zu bemerken sind.

Aus diesem Sachverhalt geht nun ohne Weiteres hervor, dass wir, wenn wir einen Vergleich zwischen den Winkelmessungen am jungen und alten Kopf anstellen wollen, entweder auf Durchschnittsmessungen angewiesen sind oder aber ganz bestimmte Gegenden am Kopfe uns merken müssen.

Doch noch ein Umstand ist zu berücksichtigen, dessen Vernachlässigung ebenfalls leicht zu einer Fehlerquelle werden kann, die Thatsache nämlich, dass bei derselben Parastiche die Winkel sehr verschieden gross sind, je nachdem man ganz aussen an der Peripherie oder etwas mehr nach innen misst. Ein Blick auf unsere schematische Fig. 1 Taf. XIII/XIV, die die Verhältnisse in übertriebener Weise zur Darstellung bringt, wird die Sache deutlicher machen als alle weiteren Ausführungen. Man sieht ohne Zuhilfenahme eines Winkelmaasses mit blossem Auge, dass der Winkel bei a spitz, der bei b an derselben Parastiche dagegen stumpf ist. Daraus ergibt sich die Nothwendigkeit, die Messungen in genau gleicher Entfernung vom Rande der Scheibe vorzunehmen. Diese Forderung wurde erfüllt dadurch, dass immer z. B. das dritte Glied — in anderen Fällen das zweite oder vierte — der nach der einen Richtung gehenden Parastichen, sagen wir z. B. der 89er Zeilen, bei den Messungen ringsum am

Kopf sowohl an der Photographie als am reifen Exemplar als Centrum der Winkelmessung gewählt wurde. Dann sind wir sicher, auch in dieser Beziehung vergleichbare Werthe zu erhalten.

Doch — so wird hier vielleicht Mancher einwenden — wozu alle diese Betrachtungen und Erwägungen? Wenn man die Photographieen aufmerksam vergleicht, so wird es sicherlich ein Leichtes sein, dieselbe Gegend am Kopf herauszufinden, ja sogar jedes Organ genau zu bezeichnen! Auch ich hielt diese Aufgabe zunächst für nicht zu schwer. Ich dachte, mittelst der Stellung und Form der Hüllblätter würde es nicht schwierig sein, immer dieselben Gegenden herauszufinden. Bald jedoch sah ich, dass dem nicht so war. Im Verlaufe des Wachsthums verändern die Hüllblätter ihr Aussehen manchmal völlig, so dass eine Orientierung nach ihnen nicht mehr möglich ist. Und die Blüthen resp. Früchte auf der Scheibe sahen einander meist so ähnlich, wie ein Ei dem anderen.

Ich suchte mir nun auf verschiedene Weise zu helfen, zunächst dadurch, dass ich bei der Entfernung der Hüllblätter behufs Sichtbarmachung der Scheibe einen Theil derselben stehen liess, so, wie dies auf den in Figg. 2 und 4 Taf. XIII/XIV wiedergegebenen Photographieen von Exemplar 6 und 15 zu sehen ist. Die unversehrt gebliebenen Hüllblätter gaben mir natürlich am reifen Kopf ziemlich genau die Stelle an, wo die zu vergleichenden Messungen auszuführen waren. Dann versuchte ich noch genauere Bezeichnungen bestimmter Stellen herbeizuführen durch Einstecken selbstverfertigter feinspitziger Glasnadeln. Dies gelang mir jedoch nicht, da die Nadeln in das doch ziemlich resistente Gewebe der Köpfe nicht ordentlich eindrangen, sondern in der Regel abbrachen, auch sehr wenig sichtbar und auf der Photographie kaum wieder zu entdecken waren. Was mir mit den Glasnadeln nicht glücken wollte, gelang um so besser mit lackirten Insektennadeln, die ich an der Peripherie der Köpfe einsteckte. Durch die Lackierung war ein Rosten ausgeschlossen, der Kopf wurde durch den Stich kaum beeinträchtigt, und die Nadeln markirten sich auf den Platten sehr deutlich.

Das beste Mittel schliesslich, ganz bestimmte Stellen wieder zu erkennen, bot sich in den günstigsten Fällen in Unregelmässigkeiten in der Ausbildung der Blüthen, vor Allem in dem Aufhören bestimmter Reihen, wie das ja fast an jedem Kopf an mindestens einer Stelle vorkommt, oder in der Verwachsung zweier Organe mit einander. Darauf werden wir in der Besprechung der einzelnen Köpfe noch näher zurückkommen.

Aus alledem ergibt sich, dass bei den nun folgenden Messungen bei mangelnder genauer Identificirung Durchschnittszahlen mit einander verglichen werden mussten, dass aber in den günstigeren Fällen eine genauere Festlegung ganz bestimmter Organe erreicht werden konnte.

Bericht über die vergleichenden Messungen des Dachstuhlwinkels.

Die Sonnenblumen, die ich in den Bereich meiner Untersuchungen zog, d. h. photographirte, bezeichnete ich in der Reihenfolge, wie dies geschah, mit Nummern. Ich halte es daher für angebracht, die Exemplare in dieser Reihenfolge auch zu besprechen. Bei jedem Exemplar wird zuerst eine kurze Beschreibung der mit ihm vorgenommenen Manipulationen und der charakteristischen Eigenthümlichkeiten des betreffenden Kopfes gegeben, dann die Daten der Messungen aufgezählt und schliesslich das Facit aus diesen Messungen gezogen

Ueber die Art der Winkelmessung ist schon oben berichtet worden; der Durchmesser der mit Blüthen besetzten Scheibe wurde durch Anlegung eines Maassstabes bestimmt. Die Parastichenzahlen wurden durch Abzählen am reifen Kopfe erhalten; hat man so ein Mal erkannt, welcher Reihe diese Zahlen angehören, so ist es natürlich leicht, auch dann die Bezifferung der Zeilen an den Photographieen richtig vorzunehmen, wenn, wie z. B. auf Fig. 2 Taf. XIII/XIV nur ein Theil der Scheibe sichtbar, der übrige durch Hüllblätter verdeckt ist.

Exemplar 1.

Beschreibung: Am 11. 7. wurden sämmtliche Hüllblätter abgeschnitten, die noch ziemlich kleinen Randblüthen fast überall stehen gelassen. Sichtbar waren vor Allem die gelblichen Spreublätter, die Blüthen schimmerten aber durch. Die Deckblätter wurden an einer Stelle schwarz angetuscht, damit die Reihen deutlicher hervorträten, und um ev. eine spätere Identificirung zu ermöglichen. Das Letztere wurde jedoch vereitelt dadurch, dass die Farbe sehr bald vom Regen heruntergespült wurde. Der Durchmesser der Scheibe, gemessen zwischen je zwei einander gegenüberliegenden äussersten Scheiben- oder Zungenblüthen, betrug 4,3 cm.

Am 19. 7. betrug der Durchmesser 6,5 cm. Der Kopf war inzwischen, wohl infolge des frühzeitigen Abschneidens der Hüllblätter, etwas concav, nach innen hohl geworden. Es wurde eine Aufnahme von der Stelle gemacht, wo die Parastichen am deutlichsten hervortraten; diese Stelle war eine andere, als diejenige, auf der am 11. 7. die Tuschepunkte aufgetragen worden waren. An der photo-

graphierten Gegend wurden die jetzt sehr langen Zungenblüthen abgeschnitten und am 1. 8. an den Grenzen dieses Bereiches zwei Nadeln eingesteckt.

Am 31. 8. wurde der Kopf abgeschnitten, sein Durchmesser betrug ca. 21—22 cm. Die photographirten Gegenden liessen sich ganz gut identificiren.

Messungen: Es liegen die Doppelwerthe der Hauptreihe vor, nämlich 110 Zeilen nach der einen und 68 nach der anderen Richtung. Die Reihenfolge der Messungen ist, wie auch bei den übrigen Köpfen mit mehreren Messungsreihen, immer dieselbe, bei unserem Exemplar am Kopf von rechts nach links fortschreitend.

1. Photographie vom 11. 7. Gemessen wurden an der Stelle mit den Tuschepunkten die Winkel, die sämmtliche auf einander folgende 68er Zeilen mit den 110er Zeilen bildeten, soweit dies die Schärfe der Photographie zuliess, im Bereich von etwa 20—21 110er Zeilen.

63, 65, 59, 62, 68, 66, 71, —, 73, 72, 74, 79.

Durchschnitt der 11 Messungen: **68,4°**.

2. Photographie vom 19. 7.

Gemessen sind sämmtliche auf einander folgende 110er Zeilen.

82, 81, 84, 89, 86, 83, 86, 86, 92, 98, 99, 99, 100, 95, 95, 97, 89, 88, 89, 85.

Durchschnitt der 20 Messungen: **90,1°**.

3. Reifer Kopf, abgeschnitten den 31. 8., gemessen sämmtliche 110er Zeilen.

a) An der Stelle, die Photographie 1. entspricht:

69, 65, 65, 62, 61, 63, 62, 64, 68, 71, 70, 72, 70, 71, 69, 67, 69, 69, 69, 69, 67, 66, 67, 69.

Durchschnitt der 24 Messungen **67,3°**.

b) An der Stelle, die Photographie 2. entspricht:

76, 76, 74, 78, 81, 89, 86, 85, 89, 92, 94, 94, 95, 94, 94, 98, 98, 96, 94, 101, 101, 97, 95, 92, 88.

Durchschnitt der 25 Messungen: **90,3°**.

Ergebniss: Der Winkel, welchen die 68er und 110er Zeilen mit einander einschliessen, hat sich in der Zeit vom 11. 7. bis zur Reife nicht verändert, er hat weder zu-, noch abgenommen.

Exemplar 2.

Beschreibung: Am 13. 7. wurde die erste Aufnahme gemacht. Der Durchmesser der Scheibe betrug 6,1 cm. Der Kopf war nicht

mehr sehr weit vom Aufblühen entfernt. Alle Hüllblätter wurden abgeschnitten und an drei mehr oder minder umfangreichen Stellen auch die Randblüthen. Von den Blüthen selbst war nichts zu sehen, da sie unter den schwärzlichen Deckschuppen verborgen waren. Die Scheibe war ziemlich eben.

Am 28. 7. betrug der Durchmesser 23 cm. Der Kopf hatte also durch die Entfernung der Hüllblätter keinen Schaden genommen, was der intensive Zuwachs von 17 cm binnen 15 Tagen beweist. In der Mitte befand sich noch eine etwa 5 cm im Durchmesser fassende Stelle, deren Blüthen sich noch nicht geöffnet hatten, am Rande der Scheibe waren dieselben bereits verblüht und liessen sich leicht abstreifen. Der Kopf hatte sich stark convex nach aussen gekrümmt, daher wurde parallel zu einer Stelle, an der die Blüthen abgestreift wurden, von schräg aussen eine Aufnahme gemacht. An dieser Stelle wurden nach der Aufnahme zwei Nadeln eingesteckt.

Am 1. 10. wurde der Kopf abgeschnitten. Sein Durchmesser betrug ca. 30 cm. Er war wieder fast völlig eben geworden.

Messungen: Die Messungen von allen drei Stadien beziehen sich sicher auf dieselbe Gegend des Kopfes. Es liegt die Hauptreihe vor und zwar mit den 89er und 144er Zeilen.

1. Photographie vom 13. 7.

Nur an einigen Stellen ist eine sichere Messung möglich. An einer derselben, dort wo auch die Zungenblüthen abgeschnitten sind, ergab die Messung, immer etwa am 4. bis 5. Glied von 10 auf einander folgenden 144er Zeilen ausgeführt:

74, 74, 79, 78, 76, 80, 78, 82, 82, 81.

Der Durchschnitt dieser 10 Messungen beträgt: **78,4**°.

Auch an anderen Gegenden des Kopfes scheint derselbe Winkel vorzuherrschen, man erhält Zahlen wie:

81, 75, 74, 73, 80.

2. Photographie vom 28. 7.

Die Stelle liegt in derselben Gegend des Kopfes, wie die auf Photographie 1. gemessene. Eine genauere Identificirung ist nicht möglich. Die Messung wurde ausgeführt an sämmtlichen auf einander folgenden 144er Parastichen der von Blüthen entblössten Stelle, immer am zweiten Samen vom Rande aus.

57, 60, 64, 68, 68, 67, 66, 83, 74.

Durchschnitt dieser neun Messungen: **67,4**°.

3. Reifer Kopf, abgeschnitten den 1. 10.

a) Auch an diesem gelingt eine genaue Wiedererkennung der

Stelle der Messung 1 nicht völlig. Es wurden daher zum Vergleich mit dieser Photographie Nr. 1 die Winkel in der ganzen betreffenden Gegend des Kopfes, immer vom fünften Gliede der 144er Zeilen vom Rande aus gerechnet, gemessen. Die Messung ergab folgende Werthe:

96, 90, 92, 85, 85, 85, 89, 82, 82, 85, 79, 77, 77, 79, 78, 80, 81, 80, 80, 81, 79, 79, 73, 75, 78, 79, 82, 80, 80, 79, 78, 75, 74, 75, 73, 75, 80, 81.

Der Durchschnitt der 38 Messungen beträgt: **80,5°**.

b) Viel besser gelingt die Identificirung der Photographie vom 28. 7., und zwar vor Allem mit Hilfe einer kleinen Verbiegung einiger Parastichen, der Art des Aufhörens der Zeilen an der Peripherie und der Stellung der Strahlblüthen. Mit allerhöchster Wahrscheinlichkeit sind die folgenden Messungen an genau denselben Stellen ausgeführt wie auf der Photographie. Die Winkel haben natürlich als Scheitel immer das zweite Glied der 144er Zeilen.

71, 76, 81, 86, 82, 79, 78, 94, 85.

Durchschnitt der neun Messungen: **81,3°**.

Man achte auf den deutlichen Parallelismus im Steigen und Fallen der Zahlen in beiden Reihen.

Ergebniss: Der Dachstuhlwinkel zwischen 89er und 144er Zeilen hat vom 13. 7. bis zum 28. 7. bei einer Zunahme des Kopfdurchmessers um 17 cm abgenommen von etwa 78° bis auf 67°, d. h. um ungefähr 11°. Dann aber erfolgte bis zum 1. 10., während eines weiteren Wachsthums des Durchmessers um 7 cm, eine Zunahme des Winkels bis etwa 81°, d. h. um ungefähr 14°. Die beiden Endstadien zeigen fast genau denselben Werth. Der Unterschied zwischen beiden besteht in einer Zunahme von etwa 2—3°.

Exemplar 3.

Beschreibung: Am 13. 7. wurde die erste Aufnahme gemacht. Der Durchmesser der Scheibe betrug erst 1,8—1,9 cm. Sämmtliche Hüllblätter wurden am Grunde abgeschnitten. Die Photographie war für eine nur einigermaassen exakte Winkelmessung nicht scharf genug.

Zunächst schrumpfte der Kopf ziemlich stark und zog sich dreieckig zusammen, so dass die Mitte vertieft war. Am 12. 8. hatte sich die Schrumpfung wieder ziemlich ausgeglichen. Der Kopf war allerdings etwas klein und unregelmässig geblieben, auch sah man auffallende Unregelmässigkeiten in den Reihen. An einigen wenigen

Stellen waren einzelne Früchte durch Vögel ausgefressen. Es wurde eine Aufnahme von einer Partie des Kopfes gemacht und zur Identificirung zwei Nadeln eingesteckt.

Am 3. 10. wurde der Kopf abgeschnitten, er hatte doch noch einen Durchmesser von 18,5 cm erreicht; er war wieder schön eben geworden.

Messung: Es liegen vor die 89er und 144er Zeilen. Vermöge der erwähnten starken Unregelmässigkeiten in der Ausbildung der Samen und Reihen liessen sich die einzelnen Organe des reifen Kopfes an der Photographie vom 12. 8. mit absoluter Sicherheit wieder erkennen. Da jedoch die Winkel auf der Photographie infolge der damals immer noch ziemlich starken Krümmung nur an einer ziemlich kleinen Stelle ganz zuverlässig richtig wiedergegeben sind, so konnten nur folgende wenige Messungen vorgenommen werden:

1. An der Photographie vom 12. 8.:

73, 75, 76, 85, 57.

2. Am reifen Kopf, vom 3. 10. Genau dieselben Winkel in der gleichen Reihenfolge:

85, 90, 98, 105, 69.

Ergebniss: Die Winkel sind in der Zeit vom 12. 8. bis zum 3. 10. bei einer Zunahme des Kopfdurchmessers um $3^1/_2$ cm gewachsen um 12^0 bis 22^0.

Exemplar 4.

Beschreibung: Am 15. 7., dem Tage der ersten Aufnahme, betrug der Durchmesser der Scheibe ca. 8,5 cm. Der Kopf stand ganz kurz vor dem Aufblühen, daher wurden keine Hüllblätter, da diese bereits senkrecht zur Ebene der Scheibe standen, sondern nur an etwa einem Viertel des Umfanges die gelben Zungenblüthen abgeschnitten. Noch keine einzige Blüthe hatte sich geöffnet. Der Winkel zwischen den Parastichen war überaus deutlich, da die Blüthen nicht mehr durch die Spreublättchen verdeckt wurden, sondern selbst sichtbar waren. Später wurden an den Grenzen der der Zungenblüthen beraubten Stelle zwei Nadeln eingesteckt.

Am 19. 8. betrug der Durchmesser des reifen Kopfes 25—26 cm. Derselbe war nach aussen convex gekrümmt.

Messungen: Es liegt die Hauptreihe vor mit 55 und 89 Zeilen

1. Photographie vom 15. 7.

An der Stelle, wo die Zungenblüthen abgeschnitten sind, wurden sämmtliche 89er Zeilen vorgenommen und der Winkel, den jede mit

den 55ern bildete, etwa am zweiten bis dritten Organ, vom Rande aus gerechnet, gemessen. Die Messung ergab folgende Werthe:

111, 112, 108, 112, 112, 108, 111, 114, 116, 111, 109, 107, 99, 102, 99, 96.

Durchschnitt der 16 Messungen: **108°**.

2. Reifer Kopf, am 19. 8.:

Die Messungen sind ganz analog den vorigen ausgeführt und zwar sicher an derselben Stelle des Umfanges. Genaue Identificirung der einzelnen Blüthen, resp. Samen war nicht möglich.

94, 90, 94, 93, 103, 105, 109, 112, 112, 113, 111, 105, 105, 102, 98, 99.

Durchschnitt der 16 Messungen: **103°**.

Am 25. 9., als der Kopf abgeschnitten wurde, war er bereits etwas geschrumpft, namentlich am Rande, so dass die nochmalige Messung der Winkel falsche Werthe gegeben hätte.

Ergebniss: Der Winkel zwischen den 55er und 89er Zeilen hat in der Zeit vom 15. 7. bis zum 19. 8., während welcher der Durchmesser des Kopfes um etwa 17 cm wuchs, um 5° abgenommen.

Exemplar 5.

Die erste Aufnahme gelang nicht recht, und da versäumt wurde, dieselbe rechtzeitig zu wiederholen, so wurde dieses Exemplar nicht weiter berücksichtigt.

Exemplar 6.

Beschreibung: Am 17. 7. wurde die erste Aufnahme gemacht. Der Kopf stand kurz vor dem Aufblühen. Sein Durchmesser betrug ca. $6^1/_2$—7 cm. Es wurden zur Sichtbarmachung der Scheibe die meisten Hüllblätter, vor allem ringsum alle inneren, und an einem Viertel des Umfanges auch die Randblüthen abgeschnitten. Die Scheibe war sehr eben. Am Rande waren die Blüthen selbst sichtbar, mehr nach dem Centrum zu waren sie verdeckt durch die Spreuschuppen. Die Winkel treten auf der Photographie recht deutlich hervor. Diese ist auf Taf. XIII/XIV Fig. 2 reproducirt.

Am 28. 7. war der Durchmesser bereits auf 18—20 cm angewachsen. Der Kopf war ziemlich stark convex nach aussen gewölbt, so dass die Aufnahme schräg von aussen in einer Tangentialebene zu der Randgegend bewerkstelligt werden musste. Aufgenommen wurde dieselbe Stelle, die bei der ersten Aufnahme der Randblüthen beraubt worden war. Die Kronen waren in den peripherischen Theilen

bereits verblüht und wurden an der zu photographirenden Stelle abgestreift. Einen Ausschnitt aus dieser Photographie stellt unsere Fig. 3 Taf. XIV dar.

Abgeschnitten wurde der Kopf am 21. 8. Er besass an diesem Tage einen Durchmesser von 22—23 cm. Er war wie am 28. 7. noch immer stark convex gewölbt.

Messungen: Es liegt vor die Hauptreihe mit den 89er und 144er Zeilen.

1. Photographie vom 17. 7. (Fig. 2.) Es wurden an der von Zungenblüthen entblössten Stelle die Winkel an 20 auf einander folgenden 89er Zeilen gemessen, und zwar wurde diese Messung, da die Photographie etwas sehr kleine Dimensionen aufwies, an einer zu diesem Zweck hergestellten Vergrösserung ausgeführt. Als Scheitel wurde immer das dritte bis vierte Organ der 89er Zeilen gewählt. Die erhaltenen Zahlen waren folgende:

78, 78, 75, 75, 67, 63, 71, 76, 64, 72, 67, 73, 82, 82, 92, 95, 90, 92, 87, 84.

Durchschnitt: **78,1°**.

2. Photographie vom 28. 7. (Fig. 3.)

Infolge der convexen Krümmung des Kopfes war nur die Messung weniger Parastichen möglich, wenn einwandsfreie Zahlen erhalten werden sollten. Gemessen wurden acht auf einander folgende 89er Zeilen immer am dritten Organ als Scheitel. Die Messung ergab:

42, 43, 39, 44, 48, 46, 46, 45.

Durchschnitt: **44,1°**.

3. Reifer Kopf, abgeschnitten den 21. 8.

Gemessen wurde so, dass immer das zweite bis vierte Glied der 89er Zeilen den Scheitel bildete.

Die Messung ergab folgende Werthe:

58, 61, 61, 51, 56, 58, 59, 52, 53, 53, 54, 51, 51, 51, 51, 56, 54, 58, 62, 60.

Durchschnitt der 20 Messungen: **55,5°**.

Ergebniss: Der Dachstuhlwinkel hat zuerst vom 17. 7. bis zum 28. 7. bei einem Wachsthum des Scheibendurchmessers von etwa 7 auf etwa 19 cm abgenommen um 34°; während des weiteren Wachsthums des Scheibendurchmessers um etwa $3^1/_2$ cm bis zur Reife nahm der Winkel wieder um über 11° zu. Zwischen Anfangs- und Endstadium ergibt sich als Unterschied eine Abnahme von $22^1/_2$°.

Exemplar 7.

Beschreibung: Die erste Aufnahme von diesem Exemplar wurde am 18. 7. vorgenommen. Der Durchmesser der Scheibe betrug 7—7½ cm. Der Kopf war gerade im Aufblühen begriffen, eine bis zwei Reihen von Scheibenblüthen rings an der Peripherie hatten sich schon erschlossen. Daher brauchten auch nur wenige überneigende Zungenblüthen behufs besserer Sichtbarmachung der Scheibe abgeschnitten zu werden.

Am 23. 7. erfolgte die zweite Aufnahme. Der Durchmesser betrug 14—14,5 cm. Am Rande wurden die Blüthen an der Stelle, wo am 18. 7. einige Zungenblüthen abgeschnitten waren, abgestreift und parallel zu dieser Stelle des nach aussen convex gewölbten Kopfes eine Aufnahme gemacht. In der Nähe der Mitte standen noch blühende Blüthen, im Centrum noch nicht erschlossene Knospen.

Abgeschnitten wurde der Kopf am 31. 8. Er hatte einen Durchmesser von 20 cm. Die Samen waren ihm zwar, da er nicht rechtzeitig mit Gaze zugebunden wurde, von den Vögeln fast sämmtlich ausgefressen worden, aber er war trotzdem nicht vertrocknet und auch nicht geschrumpft, so dass noch eine richtige Winkelmessung möglich war.

Messungen: Es liegen Parastichenzahlen aus der Nebenreihe 1, 3, 4, 7 ... vor, und zwar 76er und 123er Zeilen. Die Identificirung gelang nur sehr unvollkommen.

1. Photographie vom 18. 7.

Die Winkel wurden so weit aussen wie möglich, in der Regel wohl etwa am vierten Organ der 123er Zeilen gemessen. Genau liess sich dies nicht präcisiren, weil die aufgegangenen Blüthen eine Abzählung von der Peripherie aus erschwerten. Die ersten 22 Messungen stammen aus der Gegend, wo die Zungenblüthen abgeschnitten sind, die übrigen von verschiedenen Stellen des Kopfes, wo gerade eine Messung möglich war.

56, 67, 70, 58, 61, 65, 64, 56, 60, 69, 73, 73, 70, 77, 66, 66, 62, 61, 59, 65, 69, 71; 61, 57, 60, 61, 68, 74, 66, 63.

Durchschnitt dieser 30 Messungen: **64,9°**.

2. Photographie vom 23. 7.

Die Messung wurde ausgeführt immer am etwa vierten Glied sämmtlicher auf einander folgender 123er Zeilen. Die Messung stammt, wie schon aus der Beschreibung der Aufnahme ersichtlich, von der der Zungenblüthen entkleideten Stelle:

55, 58, 61, 51, 56, 57, 52, 53, 50, 45, 52, 48.

Durchschnitt der 12 Messungen: **53,2°**.

3. Am reifen Kopf vom 31. 8. wurden die Winkel an sämmtlichen 76er Zeilen gemessen, als Scheitel wurde, zur Vergleichung mit der Photographie vom 18. 7., immer das fünfte Glied der 123er Zeilen genommen. Die nachfolgenden Messungen fangen wiederum an mit den Winkeln aus der Gegend ohne Zungenblüthen:

72, 73, 80, 78, 82, 83, 78, 75, 77, 85, 79, 82, 86, 91, 68, 68, 79, 80, 87, 88, 85, 85, 92, 86, 83, 81, 71, 75, 76, 73, 67, 63, 64, 64, 65, 67, 67, 66, 66, 71, 70, 72, 73, 70, 71, 75, 77, 77, 72, 73, 77, 79, 78, 81, 74, 75, 69, 72, 71, 71, 71, 71, 70, 68, 76, 73, 70, 75, 77, 73, 69, 72, 73, 71, 74, 70.

Durchschnitt der 76 Messungen: **74,9°**.

Ergebniss: Der Dachstuhlwinkel zwischen den 76er und 123er Zeilen hat in der Zeit vom 18. 7. bis zum 23. 7. bei einer Zunahme des Kopfdurchmessers um 7 cm zunächst abgenommen und zwar um den Betrag von fast 12°; beim weiteren Wachsthum des Durchmessers um etwa den gleichen Betrag von fast 7 cm hat dagegen der Winkel in der Zeit bis zur Reife eine Veränderung in umgekehrtem Sinne, nämlich eine Zunahme um $21^1/_2$° erfahren. Da diese Zunahme fast doppelt so gross ist, wie die vorangegangene Abnahme, so bleibt zwischen Anfangs- und Endstadium immer noch als Unterschied eine Zunahme von 10°. Die erhaltenen Werthe sind zwar nur Durchschnittszahlen, können aber Anspruch auf ziemlich grosse Zuverlässigkeit machen.

Exemplar 8.

Beschreibung: Der Kopf war noch sehr jung, er fasste erst ca. 3,8 cm im Durchmesser, als er zum ersten Male am 19. 7. photographirt wurde. Es mussten daher alle Hüllblätter weggeschnitten werden. Nur an einer kleinen Stelle des Umfanges wurde ein Theil derselben zur späteren Identificirung stehen gelassen. Von den Blüthen selbst war nichts zu sehen, nur die Deckblättchen waren sichtbar, die an der Basis hell und oben bräunlich bespitzt waren. Obgleich die einzelnen Blättchen auf der Photographie nur sehr klein herauskamen, war dieselbe doch so scharf, dass wenigstens an einigen Stellen der Winkel zwischen den Zeilen deutlich genug zur Messung hervortrat.

Der Kopf entwickelte sich trotz des sehr schweren Eingriffes sehr bald normal weiter, so dass er am 14. 8., dem Tage der zweiten Aufnahme, einen Durchmesser von 21—23,5 cm aufwies, nur war er, wie schon diese Zahlen beweisen, etwas verkrümmt und unregelmässig

geblieben. Eine Stelle der Peripherie wurde durch ein Stück Papier markirt und dann die Aufnahme vorgenommen. Nach derselben wurden an dieser Stelle zwei Nadeln eingesteckt.

Am 3. 10 wurde der Kopf abgeschnitten. Er besass einen Durchmesser von 24—27 cm.

Messungen: Es liegen die 89er und 144er vor.

1. Was zunächst den Vergleich zwischen der Photographie vom 19. 7. und dem reifen Kopfe anbetrifft, so liess sich dieser dank den stehen gelassenen Hüllblättern und einem auffallenden Knick einiger Parastichen, der auch am reifen Kopf scharf hervortrat, wenigstens einigermaassen durchführen. Drei Messungen an verschiedenen Stellen der Photographie ergaben:

68, 80, 72 °.

Am Kopf waren die Winkel an ungefähr denselben Stellen:

65, 78, 70 °.

Der Dachstuhlwinkel hatte also zur Zeit der ersten Photographie und bei der Reife offenbar annähernd denselben Werth, er hatte höchstens um wenige Grade abgenommen.

2. Ganz genau liess sich der Vergleich zwischen der zweiten Photographie vom 14. 8. und dem reifen Kopf durchführen, wenn auch zunächst mit einigen Schwierigkeiten, da einige Samen inzwischen von Vögeln ausgefressen oder angepickt und so zusammengedrückt waren, dass sie erst bei sorgfältiger Untersuchung zwischen den intacten Früchten in ihren Resten wiedergefunden wurden. Die Identificirung gelang absolut sicher zunächst vermittels der Nadeln, dann durch den Vergleich der Stellung der Zungenblüthen und des Aufhörens der Reihen am Rande, schliesslich auch durch Wiedererkennen eines Knickes in den Reihen. Daher sind die folgenden Zahlen recht zuverlässig:

a) An der Photographie ergab die Messung:

65, 70, 70, 75, 76, 72, 68, 73.

Der Durchschnitt der acht Messungen beträgt: **71,1** °.

b) Am Kopfe an denselben Stellen in gleicher Reihenfolge:

79, 84, 86, 88, 90, 87, 76, 87.

Der Durchschnitt beträgt **84,6** °, der Unterschied zwischen beiden Messungen also 13,5 °.

Ergebniss: Der Winkel zwischen den 89er und 144er Zeilen hat in der Zeit vom 19. 7. bis zum 14. 8. bei einer Vergrösserung des Scheibendurchmessers um etwa 17 cm zunächst abgenommen, dann aber hat er bei einem weiteren Wachsthum des Durch-

messers um ungefähr nur 3 cm wieder um 13,5° zugenommen, so dass er den zuerst gemessenen Werth wieder fast genau erreichte.

Exemplar 9.

Beschreibung: Am 21. 7. betrug der Durchmesser der ziemlich ebenen Scheibe fast 8 cm. Der Kopf war im Aufblühen begriffen; da aber die Zungenblüthen stark über der Scheibe zusammenneigten, wurden sie auf etwa 1/3 des Umfanges zur besseren Sichtbarmachung der Scheibe abgeschnitten. 1—2 Reihen von Scheibenblüthen hatten sich bereits geöffnet.

Am 31. 7. wurden von dem nunmehr 18—20,5 cm breiten convex gekrümmten Kopf an der oben bezeichneten Stelle die Blüthen abgestreift und eine zu dieser Gegend parallele Aufnahme hergestellt.

Am 29. 8. wurde der reife Kopf abgeschnitten, er maass etwa 19 1/2—22 cm.

Messungen: Es wurden 55 und 89 Zeilen constatirt.

1. Photographie vom 21. 7.

Die Stelle, an der die Zungenblüthen abgeschnitten waren, liess sich nicht scharf, sondern nur ungefähr umgrenzen. Daher wurden sämmtliche sichtbaren 89er Zeilen an etwa ihrem vierten Glied von der Peripherie aus gerechnet gemessen. Eine genaue Abzählung ist infolge der Unklarheit der aufgegangenen Blüthen nicht möglich. Die Photographie ist etwas undeutlich und die Messung daher erschwert.

Sie ergab: 81, 81, 88, 87, 91, 90, 99, 96, 101, 104, 99, 91, 92, 94, 100, 98, 103, 105, 105, 106, 103, 99, 97, 95, 95, 90, 92, 86, 93, 92, 96, 99, 97.

Durchschnitt der 33 Messungen: **95,3°**.

2. Photographie vom 31. 7.

Infolge der stark convexen Krümmung des Kopfes sind die Winkel auf der Photographie richtig nur in der Mitte der Lücke. Es konnten daher nur 14 Messungen vorgenommen werden:

93, 84, 81, 81, 80, 80, 82, 82, 77, 83, 84, 86, 85, 82.

Der Durchschnitt beträgt **82,9°**.

3. Reifer Kopf am 29. 8.

Die Messungen sind an derselben Gegend vorgenommen, wie auf Photographie 1; eine genauere Identificirung war nicht möglich. Die erhaltenen Zahlen sind:

106, 105, 110, 117, 115, 114, 111, 109, 107, 105, 104, 105, 103, 94, 94, 92, 91, 90, 91, 90, 89, 90, 92, 92, 94, 94, 91, 94, 96, 98, 99, 97, 101.

Der Durchschnitt der 33 Messungen ist: **99,4°**.

Inbetreff des Vergleiches dieser drei Beobachtungsreihen mag Folgendes noch bemerkt werden. Die Reihen 1 und 3 stimmen, was Auf- und Absteigen der Werthe anbetrifft, sehr schlecht überein, was jedenfalls in der Unschärfe der ersten Photographie seinen Grund hat. Daher sind auch die Durchschnittswerthe nicht zuverlässig. Die Zahlen der zweiten Reihe entsprechen mit hoher Wahrscheinlichkeit den Messungen 13—26 der dritten Beobachtungsreihe, was sich aus der Vergleichung der Photographie mit dem Kopf ergibt. Hier steigen und fallen die Zahlen auch ziemlich übereinstimmend. Der Durchschnitt dieser 14 Messungen am reifen Kopf beträgt 92,6°, die Zunahme des Dachstuhlwinkels in der Zeit zwischen der zweiten und dritten Messung beträgt demnach 9,7°.

Ergebniss: Zuerst scheint der Dachstuhlwinkel in der Zeit vom 21. 7. bis zum 31. 7. bei einem Wachsthum des Scheibendurchmessers um etwa 11 cm um mehrere Grade abgenommen zu haben, dann hat er bis zur Reife, während der Kopf noch um $1^1/_2$ cm wuchs, um etwa $9^1/_2{}^0$ zugenommen.

Exemplar 10.

Beschreibung: Bei der ersten Aufnahme am 21. 7. betrug der Durchmesser der Scheibe 9 cm. Der Kopf war eben aufgeblüht, es hatten sich auch bereits am Umfang ein bis zwei Reihen Scheibenblüthen erschlossen. Es wurden nur an einer Stelle wenige Zungenblüthen abgeschnitten. Dort wurden später zwei Nadeln eingesteckt.

Am 28. 7. war der Durchmesser der stark convex gewölbten Scheibe auf 18 cm angewachsen. Es wurde von der Gegend, die am 21. 7. durch Abschneiden der Zungenblüthen bezeichnet war, eine Aufnahme gefertigt.

Der reife, ca. 23,5 cm breite Kopf wurde abgeschnitten am 3. 9.

Messungen: Es liegt die Hauptreihe mit den 89er und 144er Zeilen vor.

Zu den folgenden Messungen werde vorausgeschickt, dass infolge nicht unbedeutender Unschärfe der Photographie und nicht sicheren Wiedererkennens der gezeichneten Stelle die Vergleichung der ersten Aufnahme mit dem reifen Kopfe nur unvollkommen gelang. Daher lässt sich auch im Steigen der Zahlen kein Parallelismus in beiden Reihen herausfinden, und die Durchschnittswerthe verdienen nicht völlig unbedingtes Vertrauen.

1. Photographie vom 21. 7.

Gemessen sind 32 auf einander folgende 89er Zeilen und fünf solche aus verschiedenen von einander entfernten Gegenden des Kopfes, immer etwa das vierte Glied von der Peripherie aus, wie auch bei den unter 2. und 3. aufgeführten Messungen.

64, 68, 68, 54, 68, 75, 79, 73, 63, 67, 61, 58, 58, 66, 58, 63, 61, 77, 78, 74, 70, 69, 67, 58, 57, 57, 60, 63, 67, 63, 65, 66; 61, 70, 63, 65, 62.

Durchschnitt: **65,3** °.

2. Photographie vom 28. 7.

Nur wenige Messungen sind infolge der Convexität des Kopfes möglich:

58, 58, 55, 50, 48, 44, 42, 40, 40.

Durchschnitt der neun Messungen: **48,3** °.

3. Reifer Kopf vom 3. 9.

Gemessen wurden 40 auf einander folgende 89er Zeilen, anfangend etwa bei derselben Stelle, wie die Messungen unter 1. Die erhaltenen Werthe sind:

77, 76, 70, 71, 67, 59, 61, 59, 58, 57, 57, 58, 63, 62, 60, 60, 62, 62, 63, 65, 65, 65, 67, 67, 66, 61, 61, 70, 71, 72, 74, 70, 69, 72, 76, 77, 75, 69, 64, 63.

Durchschnitt: **66,0** °.

Die ersten neun Messungen entsprechen in der gleichen Reihenfolge denjenigen von der zweiten Photographie, was mit Hilfe der eingesteckten Nadeln sich ziemlich genau bestimmen lässt. Die Zahlen lassen eine sehr gute Uebereinstimmung in Bezug auf ihren Verlauf erkennen.

Der Durchschnitt dieser neun Messungen am Kopf beträgt: 66,4 °.

Ergebniss: Der Dachstuhlwinkel hat bei einem Wachsthum des Scheibendurchmessers von 9 auf 18 cm vom 21. 7. bis zum 28. 7. eine Abnahme von etwa 17—18° erfahren. Es erfolgte dann aber bis zum Eintritt der Reife während einer weiteren Zunahme des Durchmessers um $5^1/_2$ cm eine ganz gleich grosse Zunahme des Winkels, so dass das beobachtete Anfangs- und Endstadium denselben Werth zeigte.

Exemplar 11.

Beschreibung: Am 23. 7. wurde der 8 cm im Durchmesser fassende Kopf zum ersten Mal photographirt. Derselbe war sehr schön regelmässig ausgebildet und eben, und gerade im Aufblühen begriffen. Eine Reihe von Scheibenblüthen an der Peripherie war

schon geöffnet. Die Zungenblüthen wurden auf einem Viertel des Umfanges abgeschnitten, an dieser Stelle später zwei Nadeln eingesteckt.

Am 31. 7. erfolgte die zweite Aufnahme. Der Durchmesser betrug 20 cm. Der Kopf hatte sich convex gekrümmt, daher erfolgte die Aufnahme schräg von der Seite.

Am 23. 8. wurde der reife Kopf, dessen Durchmesser $24^1/_2$ bis 25 cm betrug, abgeschnitten.

Messungen: Es liegt die Nebenreihe 1, 3, 4, 7 . . . vor mit den Zahlen 76 und 123.

1. Da die erste Aufnahme infolge von Unterexponirung und starker Beschattung gerade die äusserste Randgegend der Scheibe höchst undeutlich zeigte, war die Abzählung der Glieder auf den einzelnen Reihen vom Rande aus grösstentheils ein Ding der Unmöglichkeit. Es wurde soweit aussen, wie möglich, gemessen, allem Anschein nach immer etwa am 3.—7. Glied der 123er Zeilen, und zwar wurden 123 Messungen an sämmtlichen so benannten Parastichen ausgeführt. Das gleiche Verfahren wurde am Kopf eingeschlagen, hier immer der Winkel am 4.—5. Glied der 123er Zeilen gemessen. Da sich jedoch in den erhaltenen Zahlenreihen kein deutlicher Parallelismus herausfinden lässt, so seien nur die Mittelwerthe der je 123 Messungen angeführt:

a) An der Photographie vom 23. 7. erhielt ich im Durchschnitt **86,5** °.

b) Am reifen Kopf: **97** °.

2. Auf der Photographie vom 31. 7. lassen sich im Gegensatz zu der eben besprochenen die einzelnen Stellen sehr schön mit dem reifen Kopfe vergleichen. Vermöge der Stellung der Nadeln und der Vertheilung der Strahlblüthen lässt sich Organ für Organ wiederfinden. Infolge der Krümmung der Scheibe konnten nur wenige Messungen an der Photographie vorgenommen werden. Dieselben ergaben:

91, 86, 85, 76, 66, 61, 58.

Am Kopf ergibt die Messung an denselben Stellen in der gleichen Reihenfolge:

110, 109, 106, 100, 94, 86, 85.

Der Abfall der Werthe erfolgt, wie auf den ersten Blick auffällt, in beiden Messungen gleich steil und in gleichem Sinne. Der Unterschied zwischen je zwei einander entsprechenden Messungen schwankt zwischen 19° und 28° und beträgt im Mittel: 23,9°.

Ergebniss: Der Winkel zwischen den 76er und 123er Zeilen hat zuerst während eines Wachsthums des Kopf-

durchmessers von 8 cm auf 20 cm in der Zeit vom 23. 7. bis zum 31. 7. eine Abnahme erfahren von ungefähr 12—13°, dann aber bis zur Reife bei einer weiteren Vergrösserung des Durchmessers um etwa 5 cm eine Zunahme von ungefähr 23—24°. Zwischen Anfangs- und Endbeobachtung bleibt die Zunahme mit etwa 10° im Ueberschuss.

Exemplar 12.

Beschreibung: Am 24. 7. erfolgte die erste Aufnahme. Der Durchmesser der Scheibe betrug ca. 8,5 cm. Der Kopf war im Aufblühen begriffen, etwa eine Reihe von Scheibenblüthen hatte sich schon geöffnet. Nur einige wenige Zungenblüthen wurden abgeschnitten; diese Stelle konnte aber an der Photographie nicht aufgefunden werden.

Am 1. 8. betrug der Durchmesser 18,5 cm. An der Stelle, wo die Zungenblüthen fehlten, wurden zwei Nadeln eingesteckt, und von dieser Stelle des convex gekrümmten Kopfes eine Aufnahme gemacht.

Am 29. 8. wurde der reife Kopf, dessen Durchmesser bis auf 23 cm angewachsen war, abgeschnitten.

Messungen: Es liegt die Hauptreihe mit 55er und 89er Zeilen vor.

1. Auf der Photographie vom 24. 7. konnten die Winkel auf der einen Seite der Scheibe sehr schön gemessen werden. Die Messung wurde an 46 auf einander folgenden 89er Zeilen, immer etwa am dritten Glied derselben, ausgeführt, die andere Seite der Scheibe war beschattet, einer Messung daher unzugänglich. Da selbst die betreffende Seite sich am reifen Kopfe auch nicht annähernd wieder finden liess, so wurden an diesem sämmtliche 89 Zeilen am dritten Organ gemessen. Da eine Anführung der erhaltenen Zahlen infolge des erwähnten Mangels einer Identificirung ohne Werth ist, gebe ich nur die Durchschnittszahlen an:

a) An der Photographie: 114,0°.

b) Am reifen Kopf: 108,1°.

2. Die Photographie vom 31. 7. liess wiederum mit Hilfe der Nadeln eine ziemlich genaue Vergleichung mit dem reifen Kopfe zu. Folgende je 12 Messungen sind mit grösster Wahrscheinlichkeit an denselben Stellen in gleicher Reihenfolge aufgenommen, es ist ein Irrthum höchstens um 1—2 Parastichen möglich.

a) Die Photographie ergab folgende Werthe: 89, 83, 83, 90, 89, 93, 95, 100, 100, 95, 92, 93.

Durchschnitt: **91,8** °.

b) Der reife Kopf ergab:

97, 94, 92, 95, 97, 100, 103, 106, 108, 105, 101, 106.

Durchschnitt: **100,3** °.

Der Parallelismus in den beiden Reihen ist sehr augenfällig.

Ergebniss: Der Winkel zwischen den 55er und 89er Zeilen hat sich zuerst vom 24. 7. bis zum 31. 7. verringert um circa $14^1/_2$ °, während der Kopf in derselben Zeit eine Zunahme von 8,5 cm auf 18,5 cm erfuhr. Bei der weiteren Zunahme des Kopfdurchmessers um $4^1/_2$ cm nahm der Dachstuhlwinkel wieder um $8^1/_2$ ° zu, blieb also hinter seiner ursprünglichen, zuerst gemessenen Grösse um 6 ° zurück.

Exemplar 13.

Beschreibung: Der Kopf war am Tage der ersten Aufnahme, dem 25. 7., in genau demselben Entwickelungsstadium, wie sein Vorgänger, Exemplar 12. Sein Durchmesser betrug 8,5 cm. Die Photographie misslang jedoch, daher wurde am folgenden Tage, den 26. 7., eine neue Aufnahme angestellt. Inzwischen hatte sich der Durchmesser auf 9,5 cm vergrössert. Leider waren inzwischen mehrere Reihen von Scheibenblüthen an der Peripherie aufgeblüht, so dass hier die Parastichen nicht mehr zu verfolgen waren. Eine Stelle wurde durch Abschneiden einiger Strahlblüthen bezeichnet.

Am 14. 9. wurde der reife Kopf, dessen Durchmesser 26 bis 29 cm betrug, abgeschnitten. Er wurde photographirt.

Messungen: Es liegen die 89er und 144er Zeilen vor. Die Identificirung gelang völlig dadurch, dass zwei Zeilen, die etwa auf der Mitte des Radius aufhörten, sich am Kopf und auf der Photographie genau wiedererkennen liessen. Die folgenden Messungen stammen daher sicher von denselben Stellen; sie wurden ausgeführt an 16 hinter einander folgenden 89er Zeilen, immer am 10. bis 12. Organ vom Rande aus gerechnet.

1. An der Photographie vom 25. 7. ergab die Messung:

60, $72^1/_2$, 75, 80, 65, 59, 56, 57, 58, 58, $57^1/_2$, 58, 58, 62, 61, $61^1/_2$.

Im Durchschnitt: **62,4** °.

2. An der Photographie des Kopfes ergab sich:

$55^1/_2$, 64, $66^1/_2$, 74, $58^1/_2$, 53, $55^1/_2$, 53, 55, 57, $61^1/_2$, $56^1/_2$, 53, 55, 50, 54.

Im Durchschnitt: **57,6** °.

Ergebniss: Diese Messungen, die mit der grössten Sorgfalt ausgeführt wurden, scheinen zu ergeben, dass am selben Kopf verschiedene Stellen sich noch ziemlich verschieden verhalten können, denn während in den ersten sechs Messungen der Unterschied zwischen beiden Zahlenreihen um 6° herum wenig schwankt, wird er bei den folgenden geringer und schlägt bei Messung 11 im entgegengesetzten Sinne aus, um darauf wieder in umgekehrter Richtung zuzunehmen.

Im Durchschnitt ist eine Abnahme um fast 6° erfolgt.

Exemplar 14.

Beschreibung: Am 28. 7. wurde die erste Aufnahme gemacht. Der Kopf hatte einen Durchmesser von 7 cm. 1—2 Reihen von Scheibenblüthen waren bereits geöffnet. Die Zungenblüthen wurden auf einer kleinen Stelle des Umfanges abgeschnitten. Die Blüthen waren, soweit sie sich noch im Knospenzustand befanden, von den Spreublättchen bedeckt.

Das Exemplar blieb ziemlich klein im ganzen Wuchs und erreichte nur einen Durchmesser von nahezu 18 cm. Es wurde abgeschnitten am 5. 9.

Messungen: Es liegen 55er und 89er Zeilen vor.

An 53 auf einander folgenden 89er Zeilen wurden die Winkel soweit aussen, wie möglich, bestimmt; da jedoch nicht genau festgestellt werden konnte, an welchem Gliede der Zeilen von aussen gezählt die Messung vorgenommen wurde, da ferner die Ausführung der Winkelmessung an einigen Stellen etwas unsicher war und die Reihe mit den Messungen vom Kopf wenig übereinstimmend verläuft, so seien nur die Durchschnittszahlen angeführt.

1. An der Photographie vom 28. 7. ergaben 53 Messungen im Durchschnitt: **85,8°**.

2. Am reifen Kopf ergaben 60 Messungen im Durchschnitt: **90,1°**.

Ergebniss: In der Zeit vom 28. 7. bis zum 5. 9. hat der Dachstuhlwinkel eine Vergrösserung um etwas mehr als 4° erfahren während eines Wachsthums des Scheibendurchmessers von 7 auf 18 cm.

Exemplar 15.

Beschreibung: Am 30. 7., dem Tage der ersten Aufnahme, besass die Blüthenscheibe einen Durchmesser von 5 cm. Sämmtliche Hüllblätter und die Zungenblüthen auf $^2/_3$ des Umfanges wurden weggeschnitten und an einer Stelle eine Nadel an der Peripherie des

Kopfes befestigt. Es waren nur die Deckblätter sichtbar, jedoch schimmerten die Blüthen durch. Der Kopf war bei der Ausführung der Operation noch einige Zeit vom Aufblühen entfernt. Die Scheibe war etwas nach innen concav.

Die Pflanze war sehr hoch und kräftig, daher entwickelte sie einen grossen und regelmässigen Kopf. Am 13. 8. besass derselbe einen Durchmesser von 16 cm. Er war ziemlich eben, nur wenig nach aussen gewölbt. Es wurde an diesem Tage eine zweite Aufnahme vorgenommen.

Die dritte Aufnahme erfolgte am 10. 9., einen Tag, nachdem der 29—30 cm breite Kopf abgeschnitten war. Der Kopf war völlig eben, so dass die Aufnahme überall richtige Winkel zeigt.

Diese drei Aufnahmen sind auf den Taf. XIII und XIV in Figg. 4—6 wiedergegeben. Von der zweiten Aufnahme wurde nur ein kleiner Ausschnitt reproducirt, wie ersichtlich, die Stelle, an der die Nadel eingesteckt ist (siehe Figurenerklärung).

Messungen: Es liegt die Hauptreihe vor, rechtsschief verlaufen die 89er und linksschief die steileren 144er Zeilen.

1. Die Photographie vom 30. 7. (Fig. 4) ist leider ziemlich unscharf, so dass die Messung der Dachstuhlwinkel an einigen Stellen rechts von der Nadel auf Schwierigkeiten stösst, da die Richtung der Zeilen nicht scharf genug hervortritt. Dennoch ist an einer ganzen Anzahl Parastichen, namentlich sämmtlichen links[1]) von der Nadel, die Messung hinreichend zuverlässig. Es wurde überall, so gut es ging, das dritte Organ der 89er Zeilen als Mittelpunkt des Winkels gewählt. Folgende Messungen wurden ausgeführt:

a) Von der Nadel aus nach links, also in der Richtung des Pfeiles:

68, 65, 64, 60, 59, 60, 59, 61, 63, 61, 59, 60, 60, 55 [49, 50, 59, 58], 55, 56.

b) Von der Nadel aus nach rechts:

[76, 80, 80, 83, 79, 78, 77, 74, 72, 72, 66, 59, 60, 59, —, —, —, —, —, —, 55, 60, 73, —, 65, 68, 77, 73, 63, 69, 60, 67, 64], 67, 64, 64 [62, 60, 64, 66, 65, 69, 67, 67, 66, 68, 70, 70], 65, 63, 64, 66.

Die eingeklammerten Messungen sind mehr oder weniger unsicher.

Der Durchschnitt der 65 Werthe beträgt: **65,2°**.

2. Photographie vom 13. 8 (Fig. 5).

Immer am dritten Glied der 144er Zeilen wurden folgende Winkel gemessen:

1) „links" und „rechts" immer vom Centrum des Kopfes aus gesehen.

a) Von der Nadel aus nach links:

60, 60, 56, —, 50. Eine weitere Messung ist nicht möglich.

b) Von der Nadel aus nach rechts:

57, 53, 54, 57, 60, 59, 58, 57, 59, 59.

Die dann folgenden Winkel erscheinen infolge der Krümmung des Kopfes nicht einwandfrei, so dass auf eine weitere Messung verzichtet wurde.

Durchschnitt der 14 Messungen: **57,1**°.

3. An der Photographie des reifen Kopfes (Fig. 6) wurden wiederum immer am dritten Organ der 144er Zeilen folgende Werthe erhalten:

a) Links von der Nadel aus:

82, 83, 77, 74, 72, 74, 69, 72, 76, 72, 79, 75, 75, 71, 73, 68, 63, 63, 69, 69.

b) Rechts von der Nadel aus:

83, 85, 81, 82, 76, 78, 74, 76, 87, 83, 77, 74, 70, 67, 67, 64, 61, 61, 65, 64, 66, 83, 80, 78, 80, 82, 81, 82, 79, 78, 78, 73, 71, 65, 65, 64, 61, 67, 66, 69, 65, 62, 69, 66, 69, 71, 70, 70, 69, 68, 71, 71.

Der Bereich dieser 72 Messungen liegt, wie leicht ersichtlich, innerhalb derselben Grenzen wie unter 1.

Der Durchschnitt beträgt: **72,5**°.

Der Durchschnitt der 14 Messungen, die denen unter 2. entsprechen, beträgt: **79,9**°.

In Betreff des Vergleiches der Messungen von der ersten und dritten Photographie muss Folgendes berücksichtigt werden: Die ersten 20 Messungen unter a) halten einen beträchtlich grösseren Abstand von einander, als die Durchschnittszahlen 65,2 und 72,5, etwa im Mittel 13 bis 14°. Im Gegensatz dazu zeigen die Messungen unter b) zum Theil, so z. B. von 3 bis 8 und von 34 bis zum Schluss, viel geringere Unterschiede, die zum Theil sogar in das Negative, d. h. in's Gegentheil, umschlagen. Der Grund für dieses verschiedene Verhalten dürfte einerseits vielleicht darin gesucht werden können, dass sich verschiedene Stellen desselben Kopfes etwas abweichend von einander verhalten können — ein Analogon hierfür haben wir bereits in Exemplar 13 gefunden —, anderseits aber kann die Concavität der Scheibe im Anfangsstadium, die bereits oben in der Beschreibung erwähnt wurde, zu einer kleinen Verzerrung der Winkel gerade in der Randpartie Veranlassung gegeben haben. Mir scheint in der That bei Betrachtung der Fig. 4 wahrschein-

lich, dass rechts von der Nadel der Rand mehr hohl nach oben gebogen ist, als auf der anderen Seite der Nadel. Und dass eine derartige Concavität auf der Photographie die Winkel grösser erscheinen lässt, als sie in der Wirklichkeit sind, bedarf wohl keines Beweises. Diese Betrachtung findet eine wesentliche Stütze in dem Vergleich der ersten Zahlenreihe mit der unter 2. gegebenen. Während die Winkelwerthe unter 1. rechts von der Nadel sofort erheblich steigen, bleiben sie unter 2. auf gleichem Niveau. Es scheint mir dies zu beweisen, dass die dort erhaltenen höheren Zahlen als Folge einer Verzerrung anzusehen sind, d. h. dass die Unterschiede in den Winkeln im Anfangs- und Endstadium viel beträchtlichere sind, als es nach den Durchschnittswerthen den Anschein hat.

Ein noch genauerer Vergleich der Figuren erfolgt später unter einem anderen Gesichtspunkt.

Ergebniss: Der Dachstuhlwinkel hat in der Zeit vom 30. 7. bis zum 13. 8., während der Scheibendurchmesser von 5 cm bis auf 16 cm heranwuchs, eine Abnahme von mehreren Graden erfahren, dann aber bis zur Reife bei einem weiteren Wachsthum des Durchmessers um 13 bis 14 cm eine Zunahme von ungefähr $22^1/_2{}^0$. Es bleibt mithin zwischen Anfangs- und Endstadium die Zunahme mit mehr als 10^0 im Ueberschuss.

Exemplar 16.

Beschreibung: Am 30. 7., dem Tage der ersten Aufnahme, war der Durchmesser der Scheibe gleich fast 7 cm. Der Kopf war noch nicht im Aufblühen begriffen. Es wurden auf ungefähr einem Drittel des Umfanges Hüllblätter und Zungenblüthen abgeschnitten und in der Mitte der so entstandenen Lücke eine Nadel eingeheftet. Nur die Deckblätter waren sichtbar, die Blüthen schimmerten nicht durch.

Am 13. 8. betrug der Durchmesser 19 cm. Der Kopf hatte sich, wenn auch nicht sehr stark, convex gekrümmt. An der Stelle, an der die Nadel eingesteckt war, wurden die Blüthen abgestreift und von ihr eine Aufnahme gemacht.

Am 1. 10. wurde der Kopf abgeschnitten. Er hatte einen Durchmesser von 23—$23^1/_2$ cm. Er war ziemlich uneben entwickelt. Daher sind auf der von ihm angefertigten Photographie nur eine beschränkte Anzahl von Zeilen in der Nähe der Nadel richtig wiedergegeben. Diese und der entsprechende Ausschnitt aus der Photographie vom

13. 8. sind auf der Taf. XV in den Figg. 8 und 9 reproducirt. Auch die erste Aufnahme ist in Fig. 7 Taf. XV in einem Ausschnitt wiedergegeben.

Messungen: Es liegt die Hauptkette vor, und zwar zeigt die erste Photographie vom 30. 7. (Fig. 7) 144er linksschief und 233er rechtsschief als deutlichste Zeilen. Die 233er bilden aber jedenfalls nur einen sinnfälligen „Ueberschichtungscontact" (s. Schumann) der Spreublätter, die Blüthen stehen sicherlich auf den 89er und 144er Zeilen in Berührung. Dennoch wurde auf der Photographie und zum Vergleich auch am reifen Kopf der Winkel zwischen den 144ern und 233ern gemessen, obgleich die letzteren am reifen Kopf gar nicht hervortraten.

1. Vergleich der Photographie vom 30. 7. mit dem reifen Kopf.

Die Messung an der Photographie ergab:

a) Von der Nadel aus nach links:

63, 51, —, —, —, —, 51, 49, 47.

b) Von der Nadel aus nach rechts:

65, 51, 51, 58, —, —, 48, 53, 51, 53, 51, 58, 66, 57, 59.

Durchschnitt der 18 Messungen: **54,6** °.

Die Messung am Kopf ergab:

a) Von der Nadel aus nach links:

60, 52, 48, 42, 42, 39, 44, 47, 53.

b) Von der Nadel aus nach rechts:

49, 51, 50, 57, 47, 47, 42, 44, 49, 46, 44, 42, 39, 47, 38.

Durchschnitt der 24 Messungen: **46,6** °.

Der Verlauf der Messungen stimmt im Allgemeinen leidlich überein. Soweit dies nicht der Fall ist, sind die Gründe dafür jedenfalls dieselben wie bei Exemplar 15. Auch bei unserem Kopf war bei der ersten Aufnahme die Scheibe ein wenig concav nach innen eingebogen.

2. Vergleich der Photographie vom 13. 8. (Fig. 8) mit derjenigen des reifen Kopfes (Fig. 9). Gemessen wurde diesmal der Winkel zwischen 89er und 144er Zeilen. Es wurde beide Mal angefangen bei derselben, auf beiden Figuren durch einen Pfeil bezeichneten 144er Zeile, und von dort aus wurden alle folgenden 144er Linien nach rechts zu immer am zweiten Organ gemessen. So wurden folgende Zahlen erhalten:

a) An der Photographie vom 13. 8.:

57, 57, 55, 57, 63, 73, 96, 84, 77.

Im Durchschnitt: **68,8** °.

b) An der Photographie des reifen Kopfes:

80, 77, 73, 83, 85, 91, 112, 108, 104.

Im Durchschnitt: **90,3** °.

Die auffallende Zunahme der Zahlen in beiden Reihen von der 5.—7. Messung erklärt sich durch den beträchtlichen Knick in den 89er Zeilen an der Messungsstelle.

Ergebniss: Der Winkel zwischen 144er und 233er Zeilen hat zunächst vom 30. 7. bis zum 13. 8. bei einem Wachsthum des Scheibendurchmessers von 7 auf 19 cm abgenommen um etwa 8°. Dann hat der Winkel, dies Mal gemessen an den 89er und 144er Zeilen, bis zur Reife wieder zugenommen um $21^1/_2$ ° bei einer ferneren Vergrösserung des Scheibendurchmessers um $4—4^1/_2$ cm.

Exemplar 17.

Beschreibung: Dieses Exemplar wurde zum ersten Mal am 12. 8. photographiert, als sein Kopf bereits verblüht war und schon den ansehnlichen Durchmesser von 25 cm erreicht hatte. Es wurde nur ein kleiner Theil des ganzen Kopfes auf die Platte gebracht. An einer Stelle, dort nämlich, wo zwei Samen zweier benachbarter Reihen zu einer sehr auffallenden Zwillingsbildung verwachsen waren, wurde eine Nadel eingesteckt.

Am 26. 9. wurde der reife Kopf, dessen Durchmesser sich noch bis auf 30 cm vergrössert hatte, abgeschnitten und von der schon ein Mal photographierten Stelle eine neue Aufnahme gemacht.

Die beiden Photographien sind dargestellt in den Figg. 10 und 11 auf Taf. XV.

Messungen: Rechtsschief verlaufen die 89er, linksschief die 144er.

Die Orientirung gelingt hier überaus bequem mit Hilfe der schon erwähnten Zwillingsfrucht.

Die folgenden Messungen sind ausgeführt immer am zweiten Organ der 144er Zeilen und fangen an bei der mit einem Pfeil bezeichneten 144er Zeile, von dort nach links fortschreitend.

1. Die Messung an der Photographie vom 12. 8. (Taf. XV Fig. 10) ergab:

54, 54, 56, 58, 57, 57, 57, 56, 54, 53, 53*, 53*, 50, 53, 57.

Im Durchschnitt: **54,8** °.

2. Die Messung an der Photographie des reifen Kopfes (Taf. XV Fig. 11) ergab:

72, 70, 71, 70, 66, 68, 71, 68, 67, 66, 62*, 65*, 64, 65, 71.

Im Durchschnitt: **67,7** °.

Die mit den Sternchen bezeichneten Parastichen enthalten das verwachsene Organ.

Ergebniss: Der Dachstuhlwinkel hat in der Zeit vom 12. 8. bis zur Reife bei einem Wachsthum des Scheibendurchmessers von 25 auf 30 cm um fast 13° zugenommen.

Exemplar 18.

Beschreibung: Dieser Kopf wurde, wie der vorige, erst in einem späten Entwickelungsstadium, am 14. 8., aufgenommen, als sein Durchmesser schon 23,5 cm betrug und er schon völlig verblüht war. Auch hier wurde eine Stelle durch Anheften eines Stückes Papier und nachheriges Einstecken zweier Nadeln genau fixirt. Der Kopf war, wie der von Exemplar 17, äusserst regelmässig entwickelt.

Am 25. 9. wurde er abgeschnitten. Er besass einen Durchmesser von 29 cm. Er wurde wiederum photographirt.

Ausschnitte aus beiden Aufnahmen sind in den Figg. 12 und 13 auf Taf. XIII und XIV reproducirt.

Messungen: Linksschief verlaufen die 89er, rechtsschief die 144er Zeilen.

Immer das zweite Glied (vom Rand aus gerechnet) der 144er Zeilen wurde als Scheitel des zu messenden Winkels genommen, und zwar angefangen bei der Parastiche, die durch einen Pfeil bezeichnet ist, von dort nach rechts. Die Identificirung gelang auch hier vollständig.

Die Messungen ergaben folgende Werthe:

1. An der Photographie vom 14. 8. (Fig. 12):

49, 49, 51, 54, 55, 55, 58, 57, 52, 52, 52, 55, 55, 59, 61, 66, 59, 58, 66, 68, 67, 67, 60, 64.

Der Durchschnitt der 24 Messungen beträgt **57,9°**.

2. An der Photographie des abgeschnittenen Kopfes (Fig. 13):

67, 64, 68, 74, 76, 78, 75, 80, 73, 63, 61, 67, 72, 77, 80, 85, 87, 76, 77, 78, 76, 80, 73, 72.

Der Durchschnitt beträgt **74,1°**.

Ergebniss: Der Dachstuhlwinkel hat in der Zeit vom 14. 8. bis zur völligen Reife am 25. 9. bei einer Vergrösserung des Scheibendurchmessers von $23^1/_2$ auf 29 cm zugenommen um etwa 16°.

Exemplar 19.

Beschreibung: Der Kopf war am 14. 8., dem Tage der ersten Aufnahme, eben im Aufblühen begriffen und besass einen

Durchmesser von ca. 5 cm. Rings am Umfang hatte sich fast überall bereits eine Reihe von Blüthen geöffnet.

Am 13. 9. wurde der reife Kopf abgeschnitten. Er hatte einen Durchmesser von nur $10^1/_2$—11 cm erreicht.

Messungen: Es lag die Hauptreihe vor und zwar, der Schwächlichkeit der ganzen Pflanze entsprechend, mit den 34er und 55er Zeilen.

Es wurden die Winkel an sämmtlichen 55er Zeilen immer an deren zweit- bis drittäusserstem Organ gemessen. Da die Kopfgegenden sich nicht mit Sicherheit identificiren liessen, führe ich nur die Durchschnittszahlen der je 55 Messungen an. Dieselben sind:

1. An der Photographie vom 14. 8.: **83,4**°.
2. Am reifen Kopf: **82,1**°.

Ergebniss: Der Dachstuhlwinkel hat zwischen Anfangs- und Endstadium der Beobachtung bei einer Zunahme des Durchmessers von 5 auf ca. 11 cm keine erhebliche Veränderung erfahren.

Exemplar 20.

Beschreibung: Am 14. 8. wurde die erste Aufnahme des ganz kurz vor dem Aufblühen stehenden 5 cm breiten Kopfes gemacht. Da die Zungenblüthen noch über der Scheibe zusammenneigten, wurden sie auf etwa dem halben Umfang beseitigt.

Am 26. 9. wurde der Kopf abgeschnitten. Er hatte sich etwas unregelmässig entwickelt. Sein Durchmesser betrug $10^1/_2$—$12^1/_2$ cm. Er ist in Fig. 14 Taf. XV dargestellt.

Messungen: Es liegt die Hauptreihe mit den 55er und 89er Zeilen vor.

An der Photographie und am Kopf wurden an ungefähr derselben Gegend des Umfanges — eine genauere Identificirung gelang nicht — je 35 Messungen gemacht immer am zweiten Glied der 89er Zeilen.

1. An der Photographie wurden folgende Werthe gefunden:

64, 67, 74, 75, 90, 83, 87, 67, 61, 77, 76, 70, 72, 70, 71, 70, 70, 85, 72, 69, 70, 76, 86, 80, 78, 85, 81, 80, 83, 81, 78, 84, 75, 65, 64.

Durchschnitt der 35 Messungen: **75,3**°.

2. Am reifen Kopf wurden folgende Werthe gefunden:

64, 62, 49, 56, 59, 60, 58, 49, 55, 47, 47, 51, 47, 50, 51, 51, 59, 55, 57, 56, 49, 59, 64, 66, 59, 48, 59, 58, 55, 58, 67, 62, 62, 61, 72.

Durchschnitt: **56,6**°.

Ergebniss: Der Dachstuhlwinkel hat bei einem Wachsthum des Scheibendurchmessers von 5 auf etwa 11½ cm vom 14. 8. bis zur Reife am 26. 9. abgenommen um fast 19°.

Exemplar 21.

Beschreibung: Der Kopf stand ganz kurz vor dem Aufblühen, als er am 23. 8. photographirt wurde. Sein Durchmesser betrug 6,2 cm. Es wurden sämmtliche Zungenblüthen und ein Theil der inneren Hüllblätter abgeschnitten und an zwei Stellen Nadeln eingesteckt. Der Kopf war etwas concav nach innen vertieft.

Am 2. 10. wurde der Kopf abgeschnitten. Sein Durchmesser betrug 25 cm. Er war sehr eben geworden.

Messungen: Es liegen 89er und 144er Zeilen vor. Bei der Messung wurden nur die Parastichen zwischen den beiden Nadeln berücksichtigt und als Scheitel immer das dritte Glied der 144er Zeilen benutzt.

Die Messung ergab:

1. An der Photographie vom 23. 8.:

62, 56, 54, 55, 53, 57, 68, 75, 71, 68, 68, 68, 70, 67, 70, 66, 58, 58, 60, 66, 68, 68, 66, 62.

Der Durchschnitt der 24 Messungen beträgt: **63,9°**.

2. Am reifen Kopf:

51, 51, 49, 54, 56, 57, 57, 60, 59, 61, 63, 60, 60, 53, 58, 51, 52, 50, 54, 55, 56, 56, 56, 54.

Durchschnitt: **55,5°**.

Ergebniss: Der Dachstuhlwinkel hat in der Zeit vom 23. 8. bis zur Reife, den 2. 10., abgenommen um etwa 8° bei einem Wachsthum des Scheibendurchmessers von etwa 6 auf 25 cm.

Zusammenfassung und Discussion der Ergebnisse.

Als erstes und hauptsächliches Ergebniss unserer mitgetheilten Untersuchungen kann der Satz bezeichnet werden, dass sich noch nach dem Aufblühen der Helianthusköpfe der Winkel zwischen den Parastichen, d. h. der Dachstuhlwinkel, verändert.

Was den Sinn dieser Veränderung anbetrifft, so ist derselbe nicht, wie zunächst zu erwarten war, und wie auch von Schwendener stets angenommen worden ist, immer auf eine Zunahme des Winkels gerichtet, es kommt im Gegentheil auch zeitweilig eine Abnahme vor.

Bei sämmtlichen Exemplaren, bei denen nicht nur beim Aufblühen und bei der Reife, sondern auch in einem Mittelstadium Aufnahmen gemacht wurden, nämlich den Köpfen No. 2, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 15 und 16, stellte es sich heraus, dass zuerst eine Abnahme des Winkels eingetreten war, dass aber am Ende der Entwickelung bis zur Reife stets der Dachstuhlwinkel wieder eine Vergrösserung erfahren hatte. Es ist sehr wahrscheinlich, dass dieser Gang der Winkeländerung bei den Sonnenblumen immer derselbe ist.

Verschieden verhalten sich dagegen die Exemplare in Betreff des Verhältnisses dieser anfänglichen Abnahme zu der nachfolgenden Zunahme. Bei den einen, so bei Exemplar No. 6, 12, 20 und 21, ergibt der Vergleich des Winkels beim Aufblühen des Kopfes oder kurz vor dem Aufblühen mit dem Winkel am reifen Kopf als schliessliches Resultat eine Abnahme, im Maximum unter den beobachteten Fällen von $22^1/_2{}^0$ (Exemplar 6). Bei anderen im selben Anfangs- und Endstadium gemessenen Köpfen, so bei No. 7, 11, 13, 15 und 16, ergibt sich als Unterschied zwischen beiden Grenzbeobachtungen eine definitive Zunahme, im Maximum von etwa 13—14^0 (Exemplar 15). Und bei den übrigen Exemplaren besteht zwischen den Winkeln zur Zeit des Aufblühens und denen bei der Reife gar kein Unterschied; bei diesen ist die zuerst erfolgende Abnahme des Dachstuhlwinkels durch die nachfolgende Zunahme mehr oder minder genau wieder ausgeglichen.

Die höchsten Winkeländerungen in einem Sinne, die überhaupt beobachtet wurden, kamen vor bei Exemplar 6, 11 und 15 und betrugen beim ersten 31^0 Abnahme und bei den beiden anderen zwischen 22 und 24^0 Zunahme.

An die Constatirung dieser Winkeländerungen knüpft sich nun sofort die Frage, wie solche denn überhaupt auf einer ebenen kreisförmigen Fläche möglich und räumlich vorzustellen seien. Es ist klar, dass z. B. bei abnehmendem Dachstuhlwinkel in dem von der Peripherie des Kopfes und von den beiden Dachstuhlsparren gebildeten Dreieck die Basis, d. h. das Stück des Umfanges zwischen den Fusspunkten der Dachstuhlsparren immer von demselben Bogenstück der Peripherie eingenommen wird, und dass infolge dessen, wenn der Winkel an der Spitze abnimmt, diese Spitze sich dem Centrum des Kreises nähern muss. Nun ist aber in dem beobachteten Anfangsstadium unserer sämmtlichen Köpfe die ganze Fläche bis in das Centrum hinein mit Blüthen voll besetzt.

Wie ist es daher denkbar, dass die Organe noch nach dem Centrum zu vorgeschoben werden, wie dies bei einer Abnahme des Dachstuhlwinkels nothwendig der Fall sein muss? — Bei zunehmendem Winkel an der Spitze tritt natürlich der entgegengesetzte Fall ein, nämlich eine Entfernung der Glieder vom Centrum. Auch diese scheint auf den ersten Blick undenkbar.

Zunächst wollen wir sehen, ob eine solche Annäherung oder Entfernung der Organe vom Centrum sich bei unseren Köpfen wirklich constatiren lässt.

Als Beispiel für abnehmenden Dachstuhlwinkel wähle ich Exemplar 6. Zählt man auf der scharfen Photographie des Anfangsstadiums (Taf. XIII/XIV Fig. 2) vom 17. 7., als der Kopf 7 cm im Durchmesser hatte und der Dachstuhlwinkel zwischen 89er und 144er Zeilen in der Gegend der Peripherie 78,3^0 betrug, auf einer beliebigen 89er Zeile vom Rande der Scheibe anfangend bis zum 20. Gliede, was namentlich auf der Vergrösserung der Photographie leicht und sicher möglich war, so gelangt man zu einem Punkte, welcher auf der Vergrösserung vom Mittelpunkt der Scheibe, der sich ziemlich gut bestimmen lässt, ungefähr 55 mm und von der Peripherie in der Richtung des Radius 46 mm entfernt ist, also letzterer etwas näher steht, als dem Mittelpunkt. Am reifen Kopf dagegen, wo der Dachstuhlwinkel um 21$^1/_2$^{0} kleiner ist, als auf der Photographie, steht das 20. Organ einer 89er Zeile aus derselben Gegend des Umfanges von dem Mittelpunkt in einer Entfernung von 4 cm, während sein Abstand von der Peripherie 7$^1/_2$ cm beträgt; seine Entfernung von der letzteren ist also fast doppelt so gross geworden, wie die vom Centrum.

Für den entgegengesetzten Fall des zunehmenden Dachstuhlwinkels bietet sich ein gutes Beispiel in Exemplar 15, wo die Gesammtzunahme des Dachstuhlwinkels zwischen Anfangs- und Endstadium, Figg. 4 und 6 auf Taf. XIII/XIV, etwa 13—14^0 beträgt. Zählt man auf Fig. 4 auf der fünften 144er Zeile links von der Nadel vom Rande aus bis zum 10. Glied, welches in der Figur mit einem kleinen Kreuz versehen ist, so liegt die obere Grenze desselben genau auf der Mitte des Radius oder auf einem Viertel des Durchmessers, was sehr leicht zu bestimmen ist. Bestimmt man das analoge Organ auf der Fig. 6 — auch hier ist es an seiner oberen Grenze mit einem Kreuz versehen —, so finden wir als seine Entfernung vom Mittelpunkt 31 mm (ungefähr), von der Peripherie dagegen nur 23 mm. Man kann sich auch leicht durch Ab-

stecken mit dem Zirkel davon überzeugen, dass die Entfernung des betreffenden Organs vom Rande im Durchmesser fast fünf Mal aufgeht. Es hat also in der That ein Abrücken des Organs vom Centrum stattgefunden.

Was nun die räumliche Möglichkeit zunächst der Verschiebung der Organe nach dem Centrum zu bei abnehmendem Dachstuhlwinkel anbetrifft, so erfordert diese, wie wir sahen, eine Zunahme des Radius bei gleichem Bogen. Eine solche Zunahme ist in der Ebene nicht möglich. Das einzige Mittel aber, bei einer kreisförmigen Scheibe die Entfernung der Punkte der Peripherie vom Centrum zu vergrössern, ist die Herausverlegung, die Erhebung des Centrums aus der Ebene der Peripherie, d. h. die Ausstülpung, die Hervorwölbung nach einer Seite hin. Dieses Mittel zur Vergrösserung des Radius ist nun in der That bei unseren Sonnenblumen realisirt. So erklärt sich die nach aussen convexe Gestalt, welche die Blüthenscheiben stets zur Zeit des Aufblühens annehmen, während sie im Knospenstadium, wenn die Hüllblätter noch über der Scheibe zusammenneigen, mehr oder weniger völlig eben oder höchstens ein wenig nach innen concav eingebogen sind. Der Kopf des Exemplars 6, dessen definitive Abnahme des Dachstuhlwinkels $21^1/_2{}^0$ betrug, war auch in der Reife sehr stark nach aussen convex gekrümmt.

Ein zweites Mittel, um das Vorrücken der Organe nach dem Centrum zu ermöglichen, bestände darin, dass die Organe in der Gegend des Centrums im Wachsthum zurückbleiben und so einen relativ kleineren Raum beanspruchen, als im Anfangsstadium. Und auch dieses Mittel wird zur Raumbeschaffung bei den Sonnenblumen verwandt. Beim Exemplar 6 findet sich in der Mitte ein Raum von mehreren Centimetern Durchmesser, dessen Samen völlig verkümmert geblieben sind. Einen noch beträchtlicheren Umfang erreicht diese centrale Gegend mit verkümmerten Samen, wie unsere Fig. 14 Taf. XV zeigt, bei dem Exemplar 20, bei dem die Abnahme des Dachstuhlwinkels 19^0 beträgt. Hier nimmt der Durchmesser dieser Gegend beinahe zwei Fünftel des Gesammtdurchmessers ein. Allerdings fällt dafür die Convexität fort, der Kopf ist fast eben. Ob die verkümmerten Organe überhaupt nicht befruchtet worden sind und deshalb sich nicht weiter entwickelten, oder ob sie durch den Druck der äusseren, nach innen sich vorschiebenden Individuen an der Weiterentwickelung verhindert wurden, wage ich nicht zu entscheiden, doch bin ich geneigt, die letztere Auffassung als die wahrscheinlichere zu bezeichnen.

Die Bedingungen für eine Annäherung der Organe an die Peripherie bei Zunahme des Dachstuhlwinkels sind nach dem Gesagten leicht zu finden, sie bestehen einfach im Gegentheil des soeben Dargestellten. Daher finden wir fast immer, dass die Convexität des Kopfes am Ende der Entwickelung, wo der Dachstuhlwinkel wieder zunimmt, allmählich geringer wird, um manchmal ganz zu verschwinden. Das beste Beispiel hierfür bietet Exemplar 2, dessen Scheibe zuerst, wie aus der Beschreibung hervorgeht, eben war, dann sich während der Blüthezeit ziemlich stark convex nach aussen krümmte, um schliesslich am reifen Kopf wieder völlig eben zu werden. Als Muster einer ganz ebenen Scheibe werde auch das abgebildete Exemplar 15 (Taf. XIII/XIV Fig. 6) angeführt, wenngleich dieses sich vorher nicht so stark convex gekrümmt hatte. Bei ihm sehen wir aber dafür ausserdem auch den anderen Punkt, der oben zur Erklärung herangezogen wurde, und der dort in der Verkümmerung der Organe im Centrum bestand, in seinem direkten Gegentheil verwirklicht, da hier die Samen bis in die Mitte hinein gross und normal ausgebildet sind.

Mit der Aenderung im Dachstuhlwinkel parallel gehende Erscheinungen.

1. Die Aenderung der Divergenz.

Dass sich der Dachstuhlwinkel im Verlaufe der Entwicklung der Sonnenblumen verändert, dürfte jetzt kaum mehr zu bezweifeln sein. Die Gegner der mechanischen Theorie der Blattstellungen werden sich mit diesem Beweise aber nicht zufrieden geben. Sie werden behaupten, dass mit dem Nachweis der Winkeländerung zwischen den Dachstuhlsparren noch gar nichts in Betreff einer Veränderung der Divergenz bewiesen sei, die beobachtete Winkeländerung könne durch einfaches Auseinanderziehen resp. Stauchen des gegebenen Systems zu Stande kommen, so wie man ein Fernrohr auseinanderziehe oder ineinanderschiebe, ohne dass auch nur die geringste seitliche Verschiebung damit verbunden zu sein brauche.

Solche Betrachtungen sind von C. de Candolle, Schumann und Jost angestellt worden, und die ersten beiden haben sogar Apparate construirt, die dies Auseinanderrücken der Organe in parallelen senkrechten Linien demonstriren.

Demgegenüber kann zunächst Folgendes eingewandt werden:

Nimmt man mit C. de Candolle und Schumann an, dass ein System von Organen in der von ihnen gewollten Weise sich

verändere, indem die einzelnen Organe sich nur in senkrechten Linien verschieben, so muss entweder, falls die Organe ihre Gestalt bewahren, der Contact unter denselben sofort gelöst werden, oder, falls der Contact gewahrt werden soll, so müssen die Organe ihre Gestalt ändern, sie müssen bei einem Auseinanderrücken in der Längsrichtung sich ebenfalls vorwiegend in longitudinaler Richtung verlängern, bei einem Stauchen sich verkürzen.

Dass nun ein lückenloser Contact bei den von uns beobachteten Köpfen vom Anfang bis zum Ende der Beobachtung bestand, dürfte nicht erst zu beweisen sein, es ist dies für ältere Stadien von Helianthus nie bestritten worden, und ein Blick auf unsere Photographien dürfte jeden Zweifel in dieser Beziehung beseitigen. Es müsste also nothwendiger Weise bei einer beobachteten Verminderung des Dachstuhlwinkels, d. h. einer Verlängerung des gegebenen Systems, auch eine dementsprechende radiale Verlängerung der Organe und bei einer Vergrösserung des Dachstuhlwinkels, d. h. einer Stauchung des Systems, eine Verbreiterung der Organe zu Stande kommen. Eine Betrachtung unserer Photographien zeigt indes, dass die schliessliche Gestalt der Samen immer annähernd dieselbe ist. Mag eine Winkelabnahme stattgefunden haben, wie in Fig. 3 Taf. XIII/XIV, oder eine Zunahme, wie in Fig. 6 Taf. XIII/XIV und Fig. 9 Taf. XV, die Samen besitzen immer mehr oder minder die Form eines eiförmigen oder ovalen rhombischen Gebildes, dessen grössere Achse dem Centrum zugekehrt ist.

Ergibt sich aus diesen Ueberlegungen schon ohne Schwierigkeit, dass ein einfaches Auseinanderrücken oder Zusammenschieben der Organe in senkrechten, hier radialen Linien nicht möglich ist, sondern dass die von Schwendener berechneten seitlichen Verschiebungen hinzutreten müssen, so ist doch auch eine praktische Bestätigung der Divergenzänderungen wohl nicht unerwünscht und überflüssig.

Der Ausführung der Divergenzbestimmung steht in den meisten Fällen ein Hinderniss entgegen insofern, als die genaue Bestimmung des Mittelpunktes oft auf Schwierigkeiten stösst, namentlich bei den Photographien, die bei convexen Köpfen schräg von aussen gemacht werden mussten. Die genaue Bestimmung des Mittelpunktes ist aber zur Ermittelung des senkrecht über 0 stehenden Organs nothwendig. Es genügt ja aber auch, nur wenige Beispiele anzuführen; was für sie bewiesen wird, gilt natürlich in vollem Umfang auch für die übrigen Exemplare.

Divergenzbestimmungen.

1. Exemplar 6.

Auf der Photographie vom 17. 7. steht Organ 377 über 0. Die Divergenz ist mithin $\frac{144}{377} = 137^{0}\ 30'\ 24''$.

Auf der Photographie vom 28. 7. lässt sich der Mittelpunkt nicht bestimmen.

Am reifen Kopf ist die Bestimmung wegen der stark convexen Krümmung schwer und unsicher; an vielen Stellen scheint Organ 521 ungefähr über 0 zu stehen. Die Divergenz beträgt also $\frac{199}{521} = 137^{0}\ 30'\ 18''$. An anderen Stellen steht Organ 144 über 0, die Divergenz ist dort: $\frac{55}{144} = 137^{0}\ 30'\ 0''$. Die mittlere Divergenz liegt wohl zwischen beiden Werthen, es hat also eine Entfernung vom Grenzwerth 137^{0}, $30'$, $28''$ stattgefunden, eine Abnahme der Divergenz um etwa $18''$, entsprechend der Abnahme des Dachstuhlwinkels.

2. Exemplar 15.

Auf der Photographie vom 13. 8. steht, wenn wir das äusserste Organ der ersten 144er Zeile rechts von der Nadel[1]) als 0 bezeichnen, Organ 665 über 0, wie die Richtung des auf unserer Fig. 5 Taf. XIII/XIV eingezeichneten Radius beweist. Die Divergenz ist also: $= \frac{254}{665} = 137^{0},\ 30',\ 14''$.

Auf der Photographie des reifen Kopfes steht über demselben Organ 0, der Richtung des wiederum auf unserer Figur (6) eingetragenen Radius entsprechend, ziemlich genau Organ 377. Folglich ist die Divergenz $= \frac{144}{377} = 137^{0},\ 30',\ 24''$.

Es hat also, verbunden mit der Zunahme des Dachstuhlwinkels, eine Annäherung der Divergenz an den Grenzwerth um $10''$ stattgefunden.

Die Verbindungslinie zwischen 0 und 665, die auf der Photographie vom 13. 8. radial gerichtet ist, wurde, um die Verschiebung deutlicher hervortreten zu lassen, ebenfalls auf der Fig. 6 vom reifen Kopf eingetragen. Dass sie in der Figur bedeutend nach links vom Centrum abweicht, fällt sofort in die Augen.

1) Vgl. Figurenerklärung. Durch ein Versehen wurde bei der Herstellung der Tafeln Fig. 5 leider um 180^{0} gedreht, was sich dann nicht mehr rückgängig machen liess; dadurch ist der Vergleich mit Fig. 6 etwas erschwert.

3. Exemplar 18.

Auf der Photographie vom 14. 8. lässt sich der Mittelpunkt bei der grossen Regelmässigkeit des Kopfes durch Errichtung von Loten auf an mehreren Stellen angelegten Tangenten einigermaassen bestimmen. Auf unserer Fig. 12 Taf. XIII/XIV ist an einer Stelle ein Radius eingezeichnet. Dort steht Organ 521 über 0, die Divergenz beträgt also $\frac{199}{521} = 137^{\circ}, 30', 18''$.

Am reifen Kopf liess sich mit absoluter Sicherheit bestimmen, dass über demselben Organ am genauesten senkrecht darüber Organ 610 stand. Auf unserer Fig. 13 Taf. XIII/XIV ist die radiale Verbindungslinie 0—610 gezogen. Das Organ 610 ist auch auf der Fig. 12 mit einem Kreuz bezeichnet, um die seitliche Verschiebung der ganzen Organe zu zeigen. Die Divergenz betrug also am reifen Kopf: $\frac{233}{610} = 137^{\circ}, 30', 29''$.

Es hat also eine Vergrösserung der Divergenz um etwa 11″ stattgefunden, entsprechend der Zunahme des Dachstuhlwinkels.

4. Exemplar 20.

An der Photographie vom 14. 8. ist die Divergenzbestimmung infolge der Unregelmässigkeit der Reihen nicht ganz leicht. Immerhin lässt sich mit genügender Sicherheit bestimmen, dass bei etwa der siebenten 89er Zeile rechts von der Grenze der Lücke in den Zungenblüthen Organ 322 über 0 steht. Die Divergenz beträgt hier also 137°, 30′, 58″. Ungefähr an derselben Stelle steht am reifen Kopf die 89er Zeile genau radial, also 89 über 0, die Divergenz ist hier mithin $= \frac{34}{89} = 137^{\circ}, 31', 41''$.

An einer anderen Stelle der Photographie, etwa acht Zeilen weiter nach rechts, steht Organ 377 über 0, die Divergenz ist an dieser Stelle also: $\frac{144}{377} = 137^{\circ}, 30', 23{,}8''$.

Am Kopf steht an ungefähr der gleichen Stelle Organ 233 über 0. Die Divergenz ist also: $\frac{89}{233} = 137^{\circ}, 30', 40''$.

Es hat also entsprechend der Abnahme des Dachstuhlwinkels eine Entfernung der Divergenz vom Grenzwerth stattgefunden, und zwar hat die Divergenz zugenommen um einen Betrag, der zwischen 17″ und 42″ liegt.

Die aufgeführten Beispiele, namentlich unzweifelhaft das von Exemplar 15, zeigen, dass ganz sicher eine, wenn auch nur geringe Divergenzänderung mit der Zu- oder Abnahme des Dachstuhlwinkels verknüpft ist. Dass dieselbe nur 10″ oder nur wenig mehr beträgt, ändert nichts an ihrem realen Bestand, und ist selbstverständlich, da die Annäherung an den Grenzwerth bei unseren Helianthusköpfen schon vor Eintritt dieser Verschiebungen eine sehr beträchtliche ist.

Aus diesem geringen Betrage der Divergenzänderungen erklärt sich auch theilweise der negative Befund Schumann's bei seinen in unserer Einleitung beschriebenen Versuchen mit den Tuschelinien. Die auf unserer Fig. 5 radiale Linie erscheint auf Fig. 6 nach links, nach dem Kreuz zu, verschoben. Ein derartiger, auf den Photographien ja sehr deutlicher Ausschlag konnte von Schumann, der nicht beide Stadien zugleich vor sich hatte, leicht übersehen werden.

Aus den angeführten Divergenzbestimmungen scheint mir ferner hervorzugehen, dass die Organe sich nicht einfach asymptotisch mit nur geringer Undulation dem Grenzwerth nähern, sondern dass sie, wenn auch vielleicht infolge des Vorhandenseins von drei Sparren nur wenig, um diesen Grenzwerth zickzackförmig schwanken, so wie bei zweisparrigem Dachstuhl. Ich schliesse dies daraus, dass bei Exemplar 6 bei der Entfernung der Divergenz vom Grenzwerth diese abnimmt, während sie bei Exemplar 20 in einem ganz analog liegenden Falle wächst.

2. Aenderung des Verhältnisses von Organdurchmesser : Umfang.

Wenn, wie wir soeben nachgewiesen haben, eine Aenderung der Divergenz überhaupt eintritt, so kann dies nach Schwendener's Auffassung, wie wir bereits in der Einleitung ausführlicher darlegten, nur eine Folge davon sein, dass die Unterlage, die Achse rascher resp. langsamer in die Breite wächst, als die Organe, die von ihr getragen werden, dass mit anderen Worten sich das Verhältniss von Organdurchmesser zu Umfang ändert. Divergenzänderungen müssen immer mit Aenderungen in diesem Verhältniss parallel gehen. Wir können also die Bestimmung dieses Verhältnisses gewissermaassen als Prüfstein für die Richtigkeit unserer Dachstuhlwinkel- und Divergenzbestimmungen benutzen. In den Fällen, wo wir sahen, dass der Dachstuhlwinkel sich verkleinerte und die Divergenz vom Grenzwerth sich entfernte, müssen die Organe stärker gewachsen sein, als der Umfang

der Scheibe, das Verhältniss Organdurchmesser : Umfang muss also zugenommen haben; bei wachsendem Dachstuhlwinkel muss das Gegentheil zutreffen. Sehen wir zu, ob dem in der That so ist.

1. Exemplar 6.

Der Organdurchmesser wurde, wie auch bei den sämmtlichen folgenden Messungen, immer dadurch bestimmt, dass mit dem Zirkel die Entfernung des Mittelpunktes einer Blüthe resp. eines Samens von dem Mittelpunkt des dritten Organes gemessen wurde, welches mit ihm in derselben deutlichsten Contactzeile stand. Natürlich wurde stets ganz an der Peripherie gemessen. Das Mittel aus mehreren Beobachtungen, durch 3 dividirt, ergab den Durchmesser eines Organes. Es dürften so einigermaassen sichere Verhältnisszahlen erhalten worden sein, die höchstens um wenige Procent sich von der Wirklichkeit entfernen werden.

a) Photographie vom 17. 7.:
Organdurchmesser = 0,83 mm,[1])
Umfang = 144,6 mm.
Organdurchmesser : Umfang = 1 : 174,2.

b) Reifer Kopf:
Organdurchmesser = 5,6 mm,
Umfang = 707 mm.
Organdurchmesser : Umfang = 1 : 126,2.

Das Verhältniss hat sich also entsprechend der Abnahme des Dachstuhlwinkels vergrössert.

2. Exemplar 15.

a) Photographie vom 30. 7.:
Organdurchmesser = 1,6 mm,
Umfang = 236 mm.
Organdurchmesser : Umfang = 1 : 147,5.

b) Photographie vom 13. 8.:
Organdurchmesser = 2,8 mm,
Umfang = 377 mm.
Organdurchmesser : Umfang = 1 : 134,6.

c) Reifer Kopf, Photographie desselben:
Organdurchmesser = 2,0 mm,
Umfang = 330 mm.
Organdurchmesser : Umfang = 1 : 156,5.

---

1) Die Zahlenangaben beziehen sich auf die Originalphotographieen, nicht auf die etwas verkleinerten Reproductionen.

Das Verhältniss von Organ zu Umfang hat sich folglich entsprechend der Abnahme des Dachstuhlwinkels zuerst vermehrt, um bei der dann erfolgenden Zunahme des Winkels zu sinken. Da der Winkel am reifen Kopf grösser ist, als auf der ersten Photographie, so ist dementsprechend auch das Verhältniss von Organdurchmesser zu Umfang der Scheibe am reifen Kopf kleiner, als am Anfangsstadium der Beobachtung. Also vollkommener Parallelismus!

3. Exemplar 18.

a) Photographie vom 14. 8.:
Organdurchmesser = 4,6 mm,
Umfang = 580 mm.
Organdurchmesser : Umfang = 1 : 126,1.

b) Reifer Kopf:
Organdurchmesser = 6,2 mm,
Umfang = 911,4 mm.
Organdurchmesser : Umfang = 1 : 147,0.

Die Abnahme des Verhältnisses stimmt überein mit der Zunahme des Dachstuhlwinkels.

4. Exemplar 20.

a) Photographie vom 14. 8.:
Organdurchmesser = 1,33 mm,
Umfang = 157 mm.
Organdurchmesser : Umfang = 1 : 118.

b) Reifer Kopf:
Organdurchmesser = 4,5 mm,
Umfang = 361 mm.
Organdurchmesser : Umfang = 1 : 80,2.

Wir haben bei diesem Exemplar also eine Zunahme des Verhältnisses zwischen Organ und Umfang, die wiederum parallel geht mit der Abnahme des Dachstuhlwinkels und der Entfernung der Divergenz vom Grenzwerth.

Die angeführten Messungen zeigen auf's Deutlichste, dass mit der Aenderung des Dachstuhlwinkels und der Divergenz stets eine Zu- oder Abnahme des Verhältnisses zwischen Organdurchmesser und Kopfumfang Hand in Hand geht. Unsere Winkel- und Divergenzbestimmungen erfahren dadurch volle Bestätigung.

3. Contactwechsel.

Nachdem wir gesehen haben, wie mit den ausführlich untersuchten und dargestellten Aenderungen im Dachstuhlwinkel auch solche in der Divergenz und im Verhältniss des Organdurchmessers zum Umfang aufs innigste zusammenhängen, wollen wir nun zum Schluss noch auf einen Punkt zu sprechen kommen, der vielleicht schon bei der Darstellung der Dachstuhlwinkeländerungen hätte berücksichtigt werden können, dessen Besprechung ich aber bis jetzt aufgespart habe, weil die von mir bewiesenen Verschiebungen in ihm am schönsten und augenfälligsten zur Erscheinung kommen. Wir wollen nämlich zusehen, ob wir die Verschiebungen nicht direct auf den Photographieen constatiren können daran, dass die einzelnen Organe ihre Lage zu einander merklich verändert haben, indem die einen sich einander näherten, andere auseinander gedrängt wurden, ja ob sich nicht in besonders günstigen Fällen Contactwechsel feststellen lässt.

Es ist von vornherein klar, dass derartige augenfällige Veränderungen nur in den Fällen erwartet werden dürfen, in denen wir eine besonders grosse Veränderung des Dachstuhlwinkels constatiren konnten. Am bedeutendsten war dieselbe bei dem Exemplar Nr. 6, der Dachstuhlwinkel zwischen den 89er und 144er Zeilen hatte zwischen der ersten und zweiten Aufnahme, wie wir sahen, von 78,1° auf 44,1° abgenommen. Schon aus diesen Zahlen geht hervor, dass wahrscheinlich ein Contactwechsel eingetreten sein wird, denn die deutlichen Contactzeilen stossen stets in Winkeln von mindestens etwa 60° zuzammen. Ein Blick auf unsere beiden Figg. 2 und 3 Tafel XIII/XIV zeigt uns denn auch, dass ein solcher Contactwechsel in der That sehr augenfällig vor sich gegangen ist. Auf der Fig. 2, die den Kopf im Jugendstadium darstellt, treten an der Peripherie die rechtsschiefen 89er und die linksschiefen 144er sicherlich am deutlichsten hervor, während die 55er Zeilen zwar auch noch bemerkt werden, aber nicht mehr den eigentlichen äusseren Sparren bilden. Auf der anderen Photographie dagegen, die unsere Fig. 3 wiedergibt, sind zwar die deutlichsten Schrägzeilen wiederum die rechtsschiefen 89er, aber in linksschiefer Richtung treten ohne Frage am deutlichsten die ziemlich schrägen 55er Zeilen hervor, auf ihnen herrscht zwischen den Gliedern ein sehr breiter Contact, während auf den steilen 144er Zeilen sich die Organe nur noch mit ganz kleinen Flächen, an manchen Stellen sogar überhaupt gar nicht mehr berühren. *Es hat also in der That bei dem Exemplar 6 ein Contactwechsel zwischen 144er und 55er Zeilen stattgefunden.*

Noch auffallender treten die Verschiebungen der einzelnen Organe gegen einander zu Tage dort, wo es gelingt, Glied für Glied in den verschiedenen Stadien genau zu identificiren. Als Beispiel ziehen wir die Photographieen von Exemplar 15 heran. In der Zeit zwischen der zweiten Aufnahme vom 13. 8. (Fig. 5) und der des reifen Kopfes (Fig. 6) hat der Dachstuhlwinkel zwischen linksschiefen 144ern und rechtsschiefen 89ern zugenommen um $22^1/_2{}^0$. Der Deutlichkeit halber ist die nächste Umgebung der Nadel in den Umrissen in genau gleicher Grösse in zwei besonderen kleinen Zeichnungen wiedergegeben. Fig. 15 Taf. XV entspricht der Photographie Fig. 5 Taf. XIII/XIV, Fig. 16 Taf. XV der Photographie Fig. 6 Taf. XIII/XIV. Die mit den Kreuzen versehenen Organe sind auf beiden Figuren (15 und 16) identisch. Man sieht, dass diese beiden Organe, die auf Fig. 15 weit von einander abstehen, die beiden zwischen ihnen stehenden Früchte, die auf den sehr schrägen 55er Zeilen mit einander in deutlichster Berührung stehen, aus einander gedrängt haben und sich nun auf Fig. 16, wenn auch mit nicht sehr breiter Fläche berühren. Das Gleiche gilt natürlich nicht bloss von diesen, sondern auch von sämmtlichen übrigen Organen der beiden Photographieen.

Der leichteren Identificirung halber seien auch die Photographieen des Exemplars 17 noch kurz besprochen. Hier gibt das schon oben erwähnte verwachsene Organ einen sicheren Anhaltspunkt für die Orientirung. Mit seiner Hilfe gelingt es jedem leicht, sich davon zu überzeugen, dass die mit den Kreuzen markirten Samen auf beiden Photographieen dieselben sind. Auch hier ist ein Aneinanderrücken dieser Organe recht evident. Auf Fig. 10 Taf. XV stehen sie noch relativ weit von einander ab, auf Fig. 11 Taf. XV berühren sie sich dagegen bereits beinahe mit den Spitzen.

Aehnliche augenfällige Verschiebungen der Organe gegen einander habe ich noch in mehreren anderen Fällen constatiren können, solche lassen sich auch auf einigen unserer übrigen Figuren leicht finden; doch genügen die angeführten Beispiele dazu, zu zeigen, dass sehr merkliche Verschiebungen der Organe gegen einander, ja sogar in besonders günstigen Fällen Contactwechsel auf den Blüthenscheiben von Helianthus noch nach dem Zeitpunkt des Aufblühens vorkommt.

Schluss.

Die wichtigsten Ergebnisse unserer Untersuchungen lassen sich kurz in folgenden Sätzen zusammenfassen:

Die von C. de Candolle, Schumann und Jost geleugneten Dachstuhlverschiebungen bestehen bei den Blüthenscheiben von Helianthus annuus zu Recht.

Die von Schumann versuchte Beweisführung ist einerseits auf Grund schwerwiegender theoretischer Fehler überhaupt nicht beweiskräftig, andererseits entbehren seine Methoden der nöthigen Genauigkeit.

Mit Hilfe der Photographie konnten wir an einem und demselben Exemplar feststellen, dass zwischen der Zeit des Aufblühens oder kurz vorher und der Reife Aenderungen in dem Dachstuhlwinkel eintreten, die bis 34 ° betragen können. Der Winkel nimmt zuerst ab, indem die Organe nach innen, dem Centrum zu vorgeschoben werden, was den Kopf zu einer convexen Krümmung im Beginne der Blüthezeit zwingt, oder zu einer Verkümmerung der mittleren Samen führt; dann wächst der Winkel wieder, wobei der Kopf allmählich seine flache Gestalt meist wiedergewinnt.

Diese Schwankungen des Dachstuhlwinkels sind begleitet von deutlichen, wenn auch nicht sehr beträchtlichen Divergenzänderungen, die bei zunehmendem Winkel in einer Annäherung an den bekannten Grenzwerth ihren Ausdruck finden, und bedingt durch Schwankungen des Verhältnisses von Organdurchmesser zu Umfang der Blüthenscheibe. Das Wachsthum der Organe hält also mit dem des Kopfes nicht beständig gleichen Schritt. Während des Aufblühens überwiegt das Wachsthum der Blüthen, beim Reifen der Samen das des Blüthenbodens.

Die Aenderungen im Dachstuhlwinkel können eine so beträchtliche Grösse erreichen, dass Contactwechsel eintritt.

Diese Resultate dürften einen kaum widerlegbaren Beweis für die Richtigkeit der Schwendener'schen Theorie der Verschiebungen darstellen, kaum widerlegbar deshalb, weil es zum ersten Mal geglückt ist, an einer und derselben Pflanze die von Schwendener behaupteten Verschiebungen mittels der völlig objectiven Methode der Photographie nachzuweisen. Es steht daher zu hoffen, dass der Widerstand gegen diesen Theil der mechanischen Theorie der Blattstellungen endgültig aufhört, und dass die Behauptung, nachträgliche Verschiebungen in einem gegebenen Organsystem nach dem Schwendener'schen Dachstuhlprincip kämen überhaupt nirgends in der Natur vor, in der botanischen Litteratur nicht wiederkehrt.

Botanisches Institut in Berlin.
Im December 1901.

Nachtrag.

Nachdem die vorliegende Arbeit im Manuskript fertig gestellt und bereits in Druck gegeben war, erschien im Februarheft der Bot. Zeitung eine Arbeit von L. Jost: „Die Theorie der Verschiebung seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck. Zweite Abhandlung.“ Der Verf. hat in dieser Mittheilung auch die Verschiebungen an Compositenköpfchen einer erneuten eingehenden Prüfung unterzogen. Zu den Resultaten dieser Untersuchung an Helianthus möchte ich hier wenigstens noch kurz Stellung nehmen.

Die Methode, welche Jost zu seinen Untersuchungen angewendet hat, ist im Princip dieselbe, deren sich Schwendener bei seinen Helianthus-Untersuchungen im Jahre 1900 bediente, d. h. er hat eine grössere Menge von möglichst vergleichbaren Köpfen theils zur Zeit der ersten Anlage der Blüthen, theils nach dem Aufblühen oder zur Zeit der Reife untersucht und die Durchschnittszahlen mit einander verglichen. Er findet nun dabei, dass der Parastichenwinkel während der Entwickelung der Sonnenblumen eine geringe Erweiterung erfährt, betont aber, dass ein Contactwechsel nie zu beobachten wäre. Auch durch die Schwendener'schen Messungen, die er einer eingehenden Kritik und Umdeutung unterwirft, soll der Beweis eines Contactwechsels durchaus nicht einwandfrei erbracht sein. Die von ihm beobachtete Vergrösserung des Dachstuhlwinkels kann aber nach seiner Meinung auch ohne seitliche Dachstuhlverschiebung vor sich gegangen sein: „Eine geringe Verbreiterung des Blüthenbodens, der die ihm angewachsenen Blüthen unter leichter Veränderung ihres Umrisses folgen, genügt vollkommen zur Erklärung der Thatsachen.“ Infolge dessen leugnet er auch consequenterweise, dass das Verhältniss von Organdurchmesser : Scheibenumfang sich ändere, und sein Resultat lautet: „Es gibt auch heute noch keine Thatsachen aus dem Gebiete der Botanik, die zur Annahme einer nachträglichen Verschiebung angelegter Organe im Sinne Schwendener's nöthigten.“

Dem gegenüber möchte ich hier nun nochmals kurz hervorheben, dass durch meine Photographieen nicht nur eine Vergrösserung des Dachstuhlwinkels, sondern auch, wenigstens für einige Fälle, ein Contactwechsel, verbunden mit entsprechender Aenderung des Verhältnisses von Organdurchmesser : Systemumfang und mit seitlicher Verschiebung nach meinem Dafürhalten unwiderleglich bewiesen ist.

Wenn nun aber fernerhin Jost verlangt, es solle von den Vertretern der mechanischen Theorie nun auch der Process, wie die Verschiebung entwickelungsgeschichtlich vor sich gehe, erklärt werden, da eine solche Verschiebung sich durch Torsion der Axe allein nicht erklären lasse, so geht diese Frage über den Rahmen meiner Untersuchungen hinaus; denn auch für mich handelte es sich, ebenso wie für Jost, zunächst einzig und allein um die Entscheidung der Frage: Kommen Verschiebungen in der That bei Helianthus vor oder nicht? Erst nach Entscheidung dieses Hauptproblems tritt die Frage nach den Vorgängen beim Verschiebungsprocess in den Vordergrund, und die vollständige Lösung dieses neuen Problems wird nur durch eine besondere eingehende und sorgfältige Untersuchung der Entwickelungsgeschichte zu erzielen sein.

Berlin, Anfang März 1902.

B. Leisering.

Litteraturverzeichniss.

C. de Candolle I. Considérations sur l'étude de la phyllotaxie in Archives. des Sciences phys. et nat. 1881 oder als Buch bei H. Georg, Genf, Basel, Lyon 1881.

K. Goebel I. Organographie der Pflanzen I. Jena 1898.

L. Jost I. Die Theorie der Verschiebungen seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck. Bot. Zeitung 1899 pag. 193.

K. Schumann I. Morphologische Studien, Heft I. Leipzig 1892.

— — II. Morphologische Studien, Heft II. Leipzig 1899.

S. Schwendener I. Ueber die Verschiebungen seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck. Verhandl. d. naturforsch. Gesellschaft in Basel. VI. 2.

— — II. Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878.

— — III. Zur Theorie der Blattstellungen. Sitzungsber. d. Berliner Akad. der Wissensch. 1883 pag. 741; abgedruckt in: Gesammelte botanische Mittheil. I pag. 105.

— — IV. Zur Kenntniss der Blattstellungen in gewundenen Zeilen. Sitzungsber. d. Akad. 1894 pag. 963, Ges. bot. Mitth. I. pag. 163.

— — V. Jüngste Entwickelungsstadien seitlicher Organe. Sitzungsber. der Akad. 1895 pag. 645. Ges. bot. Mitth. pag. 184.

— — VI. Die Schumann'schen Einwände gegen meine Theorie der Blattstellungen. Sitzungsber. 1899 pag. 895.

— — VI. Die Divergenzänderungen an den Blüthenköpfen der Sonnenblumen im Verlaufe ihrer Entwickelung. Sitzungsber. der Akad. 1900 pag. 1042.

— — VII. Gesammelte botanische Mittheilungen. Band I. 1898. Berlin. Gebr. Bornträger.

Figurenerklärung.

In Betreff der näheren Erläuterungen zu den Figuren muss auf die Abhandlung verwiesen werden; im Folgenden sind zu jeder Figur die Stellen des Textes citirt, welche für sie namentlich in Betracht kommen.

„Rechts“ und „links“ vom Centrum des Kopfes aus gesehen.

Die Reproduktionen sind grösstentheils Verkleinerungen der Originalaufnahmen; bei einigen wurde die Angabe dieser Verkleinerung versehentlich auf der Tafel vermerkt.

Fig. 1: Schematische Figur. Vgl. Text pag. 390.

Fig. 2: Exemplar No. 6, Aufnahme vom 17. 7. Vgl. pag. 397, 427.

Fig. 3: Exemplar No. 6, Aufn. vom 28. 7. Vgl. pag. 397, 427.

Fig. 4: Exemplar No. 15, Aufn. vom 30. 7. In der rechten oberen Ecke ist eine eingesteckte Nadel etwas undeutlich sichtbar. Vgl. pag. 408 ff. In Betreff der Bedeutung des Pfeiles vgl. pag. 409, in Betreff des kleinen Kreuzes pag. 418.

Fig. 5: Exemplar No. 15, ein Ausschnitt aus der Aufnahme vom 13. 8. Er zeigt die nächste Umgebung der Nadel und das Centrum des Kopfes. Ein Radius ist eingezeichnet. Unten das weisse Viereck stellt ein angeheftetes Stück Papier dar, etwa in der Mitte desselben ist die Nadel als schwacher Strich sichtbar. Die Nadel, sowie der Mittelpunkt des Kopfes sind auf der Originalplatte bedeutend deutlicher. Vgl. pag. 408ff., 422, 428.

Fig. 6: Exemplar No. 15, Aufn. vom 10. 9. Vgl. pag. 408 ff., 428; die Bedeutung der beiden Linien erklärt pag. 422, die des kleinen Kreuzes pag. 418.

Fig. 7: Exemplar No. 16, Aufn. vom 30. 7. Vgl. pag. 411 ff.

Fig. 8: Exemplar No. 16, Aufn. vom 13. 8. Vgl. pag. 411 ff.

Fig. 9: Exemplar No. 16, Aufn. vom 1. 10. Vgl. pag. 411 ff. Die in Fig. 7 gut hervortretende Nadel ist in Fig. 8 und 9 undeutlicher, sie befindet sich an der siebenten Parastiche rechts von derjenigen, auf welche der Pfeil hinzeigt.

Fig. 10: Exemplar No. 17, Aufn. vom 12. 8. Vgl. pag. 413, 428.

Fig. 11: Exemplar No. 17, Aufn. vom 26. 9. Vgl. pag. 413, 428. Die beiden mit Kreuzen bezeichneten Organe sind in Fig. 10 und. 11 identisch.

Fig. 12: Exemplar No. 18, Aufn. vom 14. 8. Vgl. pag. 414, 423.

Fig. 13: Exemplar No. 18, Aufn. vom 25. 9. Vgl. pag. 414, 423. Das Organ 0 ist in Fig. 12 und 13 identisch, der von ihm ausgehende Radius ist in beiden Figuren eingezeichnet. Das Organ mit dem Kreuz in Fig. 13 ist identisch mit demjenigen in Fig. 12, welches genau über 0 steht und durch einen Querstrich bezeichnet ist.

Fig. 14: Exemplar No. 20, Aufn. vom 26. 9. Vgl. pag. 415, 419.

Fig. 15: Ausschnitt aus Fig. 5, die nächste Umgebung der Nadel. Vgl. pag. 428.

Fig. 16: Ausschnitt aus Fig. 6, die nächste Umgebung der Nadel. Vgl. pag. 428. Die beiden durch Kreuze bezeichneten Organe sind in Fig. 15 und 16 identisch.

Die Berindung des Stengels durch die Blattbasen.

Von

L. J. Čelakovský.

(Mit 11 Textfiguren.)

I.

Hofmeister war der erste, der bei der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung der Axenscheitel einiger Gefässkryptogamen die bedeutsame Thatsache entdeckte, dass die Basen der Blattanlagen, mit dem sich streckenden inneren Stengelgewebe nach abwärts vereint wachsend, die äussere Rinde des Stengels[1]) bilden (wie Hofmeister mit leicht misszuverstehendem Ausdruck sagte, dem Stengel Rindenschichten auflagern oder ihn berinden), dass also die anfänglichen Blatthöcker nicht ausschliesslich zu Blättern auswachsen, sondern einen Theil des basalen Zellgewebes an die sich zwischen ihnen streckenden Stengelglieder abgeben. Beweisende Darstellungen gab Hofmeister in den Vergleichenden Untersuchungen (1851) auf Tafel XVIII und XIX Fig. 1 für Equisetum und auf Tafel XXV für Selaginella. Später hat derselbe Forscher in „Flora“ 1863 (in dem Referat über eine Arbeit von Stenzel) und in seiner Allgemeinen Morphologie 1868 erklärt, dass „die Entwickelungsgeschichte für die unendliche Mehrzahl der bisher untersuchten beblätterten Pflanzen von den Charen aufwärts den gleichen Berindungsvorgang wie für die Equiseten und Selaginellen ausser Zweifel setzt“, dass „sämmtliche peripherische Gewebeschichten der Stämme der meisten Phanerogamen den gleichen Ursprung haben, wie dies jeder gelungene Längsschnitt durch eine reichblättrige, in der Entwickelung begriffene Stengelknospe sehen lässt“. Jedenfalls hat er also verschiedene Knospen untersucht, wenn er auch keine weiteren Abbildungen und Beschreibungen derselben publicirt und in der Vergl. Morphologie ausser Equisetum nur noch Pinus und Casuarina beispielsweise genannt hat.

Fälschlich behauptet daher der jüngste Kritiker der Berindungstheorie, Tobler[2]), es seien für Phanerogamen bei Hofmeister

1) Ich gebrauche hier „Stengel“ im erweiterten Sinne, statt Kaulom, lieber als den Ausdruck „Stamm“, weil auch die Glieder des Kauloms Stengelglieder und nicht Stammglieder genannt werden.

2) Der Ursprung des peripherischen Stammgewebes. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXVII Heft 1 (1901).

„offenbar keine Grundlagen der Theorie und überhaupt keine eigenen Untersuchungen vorhanden, die eine solche Verallgemeinerung gestatten“, die Equiseten seien das einzige Object gewesen, welches von ihm in dieser Hinsicht studirt worden ist. Einem Hofmeister gegenüber gewiss eine — kühne, dazu grundlose Unterlegung.

Im selben Jahre 1868 gelangte auch Leitgeb durch die Untersuchung des Stengels von Fontinalis für die Laubmoose zur Ansicht von der Berindung des Stengels durch die Blätter.

Goebel erläutert in Vergl. Entwickelungsgesch. der Phanerog. 1883 den Berindungsprozess bei Moosen und Equiseten, und bemerkt weiter: Ein ganz ähnlicher Vorgang, wie der für Equisetum geschilderte, liesse sich noch für eine ganze Anzahl von Pflanzen anführen, er trete z. B. sehr auffallend bei Pinusarten hervor. Einen dies beweisenden Längsschnitt von Thujopsis dolabrata gibt er auch in Bot. Ztg. 1886 Taf. V Fig. 14 mit der Bemerkung, dass die ganze Stammoberfläche mit Blattbasen berindet ist. Ebendort verweist er auch auf einen analogen Vorgang bei der Bildung des unterständigen Fruchtknotens.[1]) Auch in seiner neuesten, an neuen Beobachtungen so reichen „Organographie“ II 2 (1900) pag. 504 hebt Goebel abermals hervor, dass „nicht selten“ zwischen gedrängten Blattanlagen keine freie Oberfläche des Vegetationspunktes mehr übrig bleibt, dass in solchen Fällen der untere Theil der Blattanlage mit der Sprossoberfläche „häufig“ vereinigt bleibt und „nicht selten“ als Blattpolster hervortritt. Tobler erscheint daher wiederum nicht gut berathen, wenn er es bemerkenswerth findet, dass sich Goebel „der Annahme einer allgemeinen Gültigkeit der Berindungstheorie, von den Equiseten ausgehend, enthält“.

In seiner Polemik gegen Schwendener's mechanische Theorie: „Theorie der Verschiebung seitlicher Organe durch ihren gegenseitigen Druck“ (Bot. Ztg. 1899) nimmt auch Jost als erwiesen an, dass die Blattpolster der Coniferen aus der Basis der Blattanlagen hervorgehen. Er bespricht speciell Picea excelsa, Pinus laricio und Abies pinsapo, bemerkt aber, dass es unter den ihm bekannten Coniferen keine gibt, denen solche durch Berindung aus den Blattbasen entstandene Blattpolsterbildungen fehlen würden. Dasselbe sei be-

---

1) Ich kann mit Vergnügen Goebel's l. c. ausgesprochene Vermuthung, dass sich meine Abhandlung „Ueber den Cupularfruchtknoten“, Oesterr. bot. Ztschr. (1874), was die Auffassung der Verhältnisse der Carpelle zur Cupula des unterständigen Fruchtknotens betrifft, mit der seinigen vollkommen deckt, nachträglich bestätigen.

stimmt der Fall bei den Cycadeen, den Farnen und manchen fossilen Gruppen, die zwischen den Farnen und Gymnospermen stehen. Jost weist aber noch auf die Möglichkeit hin, dass die Erscheinung eine ungleich grössere Verbreitung besitzt, als man wohl auf den ersten Blick glauben möchte. Es werde die Aufgabe weiterer Forschungen sein müssen, hier Klarheit zu schaffen.

Endlich gehöre auch ich zu jenen, welche von der Richtigkeit der Hofmeister'schen Lehre in ihrer vollsten Ausdehnung, was die Charen, Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen betrifft, sich seit langer Zeit für überzeugt halten. Ausgesprochen habe ich es z. B. schon in meiner Abhandlung über die Cupula und die Cupularfruchtknoten, Oesterr. bot. Ztschr. 1874, und in meiner „Kritik der Ansichten von der Fruchtschuppe der Abietineen“ (1882) habe ich die Blattpolster der Fichte als herablaufende und aufsteigende Blattspuren [1]) im Sinne der Berindungstheorie bezeichnet. Ein Artikel von Kolkwitz in Ber. der deutschen bot. Ges. 1895: „Ueber die Verschiebung der Axillartriebe bei Symphytum officinale“ gab mir die Veranlassung, in denselben Berichten 1900 in einer Mittheilung über dasselbe Thema die Berindungstheorie einmal ausführlicher zu besprechen, wobei ich auf die Analogie des Vereintwachsthums eines Achselsprosses mit der Mutteraxe z. B. bei Symphytum, Sparganium simplex u. dgl. hinwies. In meiner letzten Arbeit „Die Gliederung der Kaulome“, Bot. Ztg. 1901, habe ich in der Berindung der Stengelglieder (im Sinne der dort begründeten Auffassung) durch die Blattbasen ein unterstützendes, wenn auch nicht das entscheidendste Moment für die Lehre von der morphologischen Einheit des Blattes und seines Stengelgliedes (des Sprossgliedes) angeführt. Tobler referirt auch hierüber und meint, meine „im Uebrigen theoretische Untersuchung (sollte heissen: das Resultat der Untersuchung) stehe ganz auf Hofmeister's Anschauung, stehe und falle mit dieser“. Das ist aber wieder ein leichtfertiges, auch nicht zur Sache gehöriges Urtheil, denn wenn auch die Berindungstheorie fiele, so würde doch die Unterscheidung der holo- und mericyklischen Stengelglieder und die Existenz und morphologische Einheitlichkeit des Sprossgliedes,

---

1) Wenn ich nicht irre, so ist das Wort auch ursprünglich in diesem Sinne gebraucht worden. Später nannte man die stamm- und blattgemeinsamen Gefässbündel im Stengel „innere Blattspuren“ zum Unterschiede von den „äusseren“, und jetzt pflegt man nur die Gefässbündel schlechtweg Blattspuren zu nennen. Ich möchte aber die ursprüngliche Bedeutung, für welche der Terminus so bezeichnend ist, wieder hergestellt wissen.

die durch ganz andere Thatsachen in Cap. 2 und 3 meiner Abhandlung bewiesen werden, nicht fallen — und von etwas Anderem ist dort überhaupt nicht die Rede.

Allein Hofmeister's Theorie steht noch, trotzdem dass in neuerer Zeit an ihren Grundfesten gerüttelt worden ist. Schon Sachs hat, ohne indes auf die Frage näher einzugehen, im Lehrbuch (IV. Aufl. pag. 159) in einer Fussnote erklärt, er betrachte bei Chara, wie bei den Moosen und überall, die Rinde als ursprünglich zum Stamm und nicht zum Blatt gehörend, obwohl sich diese Ansicht mit den von ihm selbst gegebenen schönen Bildern der Axenscheitel von Chara und Equisetum nur gewaltsam vereinigen lässt. In gleichem Sinne bemerkt Kolkwitz in der oben citirten, aus dem botanischen Institut der Universität Berlin hervorgegangenen Mittheilung über Achselsprosse von Symphytum (1895): „Die jungen Anlagen der Blätter entwickeln sich (bei Symphytum wie bei den übrigen Pflanzen) ihrem ganzen Umfange nach zu Blättern, so wie die jungen Anlagen der Seitensprosse in toto zu Axillarzweigen.“ Der Stengel wird also nach dieser Erklärung von den Blattbasen nicht berindet.

Während aber Kolkwitz nur nebenbei das genetische Verhältniss der Blätter zum Stengel berührt, ist die neueste, bereits oben citirte Arbeit Tobler's aus derselben Quelle, des Berliner botan. Instituts (1901), der directen Widerlegung der Berindungstheorie („Berindungshypothese“ nach dem Verf.) gewidmet. Verf. bekennt dasselbe Credo wie Kolkwitz. Es heisst dort gleich in der Einleitung: es liege nahe, gleich beim ersten Auftreten der Blattanlage am Stammscheitel bereits die Trennung von „Stamm“ und „Blatt“ anzunehmen. Weiter müsse man Alles, was aus dem ersten, nicht selten uhrglasförmigen Blatthöcker entsteht, als zum Blatt gehörig bezeichnen. In den Lücken zwischen Blattanlagen, die nicht oder nicht mehr im Contact stehen, komme der „Stamm“ wieder zum Vorschein, was sich nach der Entwickelungsgeschichte damit erklärt, dass die Blattanlagen durch die Streckung des Stammes, an dem sie sich, ihn anfangs mehr oder weniger bedeckend, befinden, auseinander geschoben worden sind. Die durch die Internodien sodann getrennten Ansatzstellen der Blätter bilden die Grenze zwischen Stamm und Blatt, dementsprechend werde man auch die in den Internodien auftretenden Gewebe als genetisch zum Stamm gehörig ansehen.

Alle diese Sätze sollen im Verlaufe dieser Abhandlung gehörig beleuchtet werden.

Verf. sucht nun seine allgemeine Anschauung entwickelungsge-

schichtlich an den Axenscheiteln von Elodea, Hippuris, Zea mais, von Taxus und Juniperus als Beispielen der vielbesprochenen Coniferen, dann von einigen Laubmoosen nachzuweisen und mit Abbildungen von Längsschnitten zu belegen. Zuletzt theilt Verf. mit, dass die Flügel am Stengel „herablaufender Blätter“ nicht etwa von am Internodium herabwachsenden Blattbasen herrühren, sondern aus dem Internodium selbst herauswachsen, was übrigens schon von Kolkwitz behauptet worden war.

Das Resultat der Untersuchung Tobler's lautet also dahin, es sei für die Berindungstheorie kein genügender Beweis vorhanden; für die entgegengesetzte Behauptung, dass das Rindengewebe ein ursprüngliches Stammgewebe ist, sei dagegen bei verschiedenen Objecten (Elodea, Zea, einigen Coniferen) der Beweis mit Sicherheit erbracht.

Die in der Frage nach der Stengelberindung entscheidenden Thatsachen liegen auf entwickelungsgeschichtlichem Gebiete, auf welches wir uns daher, zuerst im Allgemeinen, begeben müssen, um die Argumente auf beiden Seiten prüfen zu können. Zuerst mögen die Thatsachen, welche für die Berindung durch die Blattbasen sprechen, erwogen, dann die Ansichten und Argumente auf der Gegenseite erledigt werden, wobei ich mich in thunlichster Kürze an Tobler's Abhandlung halten muss, nicht weil ich ihr eine besondere Bedeutung beilegen möchte, sondern weil sie die einzige ist, die sich eingehend vom gegnerischen Standpunkte aus mit dem Gegenstande beschäftigt, obwohl sie, nach den Umständen ihrer Entstehung zu schliessen, mit ihren Ansichten und Argumenten nicht vereinzelt und ungebilligt dasteht.

Was die Entwickelungsgeschichte betrifft, so ist es nun von entscheidender Bedeutung, vor Allem darauf zu achten, ob in einem frühzeitigen Entwickelungsmomente die Blattanlagen in vollkommenem Contacte stehen oder nicht. Wenn die übereinander im Contacte angelegten Blätter eine umfassende Basis besitzen (zu holocyklischen Stengelgliedern gehören), so berühren sie sich dort auch im ganzen Umfange; wenn sie aber nur einen Theil der Stengelperipherie umspannen (daher ihre Stengelglieder mericyklisch sind), so kann der Contact anfangs entweder zwischen Blättern der Orthostiche (medianer Contact), oder häufiger nur in den Parastichen und dann nur mit den Seiten stattfinden.

In beiden Fällen werden, wenn nunmehr der Stengel sich zu strecken anfängt, zwischen den bisher im engen Contact befindlichen Blattanlagen Internodien gebildet und der Contact wird aufgehoben. Wie dies geschieht, geschehen kann, das bildet den Kern der ganzen Frage. Würden, wie die Gegner der Berindungstheorie annehmen,

die ganzen Blattanlagen, die im Contact stehen, zu Blättern sich entwickeln, so könnten keine Internodien zwischen ihnen entstehen, so könnten sie nicht aus einander rücken. Denn dort, wo vollkommener Contact zwischen zwei über einander stehenden Blattanlagen, sei es in den Orthostichen oder Parastichen, stattfindet, sind die beiden Anlagen nur durch einen scharf einspringenden Winkel (im Längsschnitt), dessen Scheitelpunkt an der Axe liegt, getrennt. Zwischen beiden tritt dort kein freier Axentheil zu Tage, denn eine mathematische Linie bildet dort die Grenze beider Blattbasen. Kolkwitz nahm an — und nach Allem ist das auch die Meinung Tobler's, obwohl dieser über diesen wichtigen Punkt mit Stillschweigen hinweggeht —, dass diese trennende Linie in eine messbare axile Zone sich verbreitert, wodurch zwischen beide Anlagen (oder auch zwischen zwei Quirle derselben) ein freies Stengelstück (resp. Internodium) eingeschaltet wird. Dasselbe stellte sich Kolkwitz auch vor, um die Emporhebung eines Achselsprosses von Symphytum u. a. über sein Tragblatt zu erklären. Ich habe dies (in Ber. d. d. bot. Ges. 1900) als unmöglich und faktisch nicht stattfindend nachgewiesen und gezeigt, dass eine congenitale Verwachsung oder ein Vereintwachsthum zwischen Achselspross und Mutterachse stattfindet. Die Basis des Achselsprosses, mit welcher derselbe dem Mutterspross sich inserirt, streckt sich congenital mit dem sich streckenden Hauptspross, wodurch der freie Endtheil des Tochtersprosses an der Mutteraxe emporgehoben wird.

Aehnliches geschieht auch, wenn eine Blattanlage über dem darunter stehenden Blatt, mit dem sie bisher im Contacte war, mit der sich streckenden Axe emporgehoben wird. Denn auch aus der Grenzlinie zweier im Contact befindlichen Blattanlagen kann keine messbare Flächenzone entstehen, und selbst wenn der Winkel abgestumpft wäre und etwa für eine Zellhöhe Raum böte, so ist es doch sicher, dass das intercalare Längenwachsthum des Stengels nicht bloss in einzelnen queren Zellschichten vor sich geht. Ueberdies müssten die intercalaren Wachsthumszonen des Stengels, wenn ihre Entstehung aus den Grenzlinien möglich wäre, gleich diesen wellig gebogen sein, wie dies Kolkwitz richtig gefolgert hat; nur ist es durchaus nicht erwiesen, vielmehr rein hypothetisch und sehr unwahrscheinlich, dass „die Bildung geschlängelter intercalarer Zonen eine ziemlich verbreitete Erscheinung“ sei. Es ist das eben nur eine zwar nothwendige, aber falsche Folgerung aus der falschen Voraussetzung, dass die ersten Blattanlagen in toto zu Blättern sich entwickeln.

Das Internodium zwischen zwei im vollkommenen Contact befindlichen Blättern kann also nur unter gleichzeitiger Streckung der Insertionsbasis des oberen Blattes, zu dem es gehört, zur Entwickelung gelangen, und die entwickelungsgeschichtliche Beobachtung steht mit diesem theoretischen Postulat in vollster Uebereinstimmung, wie das beifolgende, verschiedenen noch näher zu besprechenden Objecten entnommene Schema (Fig. 1 *a*) es zeigt.

Weil nun der Contact jugendlicher Blattorgane ausserordentlich verbreitet ist (Schwendener's mechanische Theorie basirt ja mit auf demselben), so konnte Hofmeister ganz wohl die Berindung des Stengels durch die Blattbasen „der unendlichen Mehrzahl der bisher untersuchten beblätterten Pflanzen", „der grossen Masse" derselben zuschreiben.



Fig. 1. *a* Schematischer Längsschnitt eines Axenscheitels mit im Contact befindlichen Blättern, deren untere bereits Blattspuren zu bilden anfangen; *b, c, d, e* Entwickelungsstadien eines jüngsten, sein Entwickelungsfeld verbrauchenden Blattes.

Doch ist mehrfach auch darauf hingewiesen worden, und ich habe es in meiner oben citirten Abhandlung in Ber. d. d. bot. Ges. 1900 auch erwähnt, „dass es auch Fälle gibt, wo die Blattprimordien von Anfang an durch deutliche Zwischenräume der Centralaxe getrennt angelegt werden, wo also eine Bildung von Blattspuren bei der Streckung der Stengelglieder nicht gerade nöthig wäre, dann aber müsste die Streckung gerade nur in diesen Zonen stattfinden, was aber doch nicht oder nur selten vorzukommen scheint."

Hierzu habe ich aber noch eine wesentliche Bemerkung zu machen. Es ist nämlich, was die Anlage der Blätter am Axenscheitel betrifft, noch Folgendes zu beachten. Vielfach nimmt jedes Blatt bei seiner Anlage eine kleinere Area auf dem Axenscheitel ein als ihm später zukommt; es wächst dann, wie schon von Hofmeister angegeben, an seiner Basis rascher in die Breite als der Axenumfang in tangentialer Richtung und verdickt sich rascher als die Axe in radialer Richtung wächst. Das stärkere Breitenwachsthum erkennt man daran, dass die Blattbasis einen immer grösseren Theil des Axenumfangs einnimmt, was besonders bei scheidigen Blättern sehr auffällig ist, und das raschere Dickenwachsthum daran, dass, wenn die erste Anlage durch eine Lücke am Axenscheitel von einer darunter stehenden

Blattanlage entfernt war, sie an dieselbe heranrückt und so nachträglich in Contact tritt. Jene Lücke gehört zu dem „Entwickelungsfelde“ der Schwendener'schen Theorie, welches die Anlage allmählich vollkommen ausfüllt. Fig. 1 *b* stellt ein jüngstes Blatt mit seinem basalen, in der Fortsetzung der Contur des Axenscheitels gelegenen Entwickelungsfelde dar, *c, d, e* sind Stadien des ins Blatt sich streckenden, in seiner Basis zuletzt verschwindenden Zellgewebes des Entwickelungsfeldes. Erst in der Folge bildet sich da zwischen beiden Blättern ein Internodium, wobei die Basis des oberen Blattes sich mitstreckt, das Internodium berindend. Man muss sich also hüten, bei der Betrachtung mikroskopischer Bilder des Axenscheitels die erwähnte Lücke sofort für das spätere Internodium zu halten und daraus auf eine Bildung des Internodiums ohne Betheiligung der Blattbasis zu schliessen, was einigen Figuren nach, wie ich zeigen werde, in Tobler's Abhandlung z. B. geschehen ist.

Die anfänglich raschere Verdickung der Basis der Blattanlage und deren nachmalige Streckung sind wohl aus einander zu halten, da sie auf einem verschiedenen Processe beruhen. Selbst Hofmeister hat dies (in Allgem. Morphol. pag. 520) nicht gethan, da er dem anfänglichen Dickenwachsthum der Blattbasis, welches „zunächst rascher als das Wachsthum des zugehörigen Axentheils“ erfolgt, die Auflagerung neuer Gewebeschichten auf den Axenumfang zuschreibt.[1]) Das kommt daher, dass er nur ganz abstrakt von der im Vergleich mit dem Wachsthum der Axe rascheren Verbreiterung und Verdickung der Blattbasis spricht, ohne zu erörtern, wie das in concreto geschehen kann. Die Sache ist aber die, dass das ganz junge Blatt in der Axe (meist im „Periblem“ derselben) einen Zellbildungsherd besitzt (was Hofmeister l. c. pag. 528 ausdrücklich geleugnet hat), der sowohl in tangentialer wie in radialer Richtung sich ausbreitet und so der Blattbasis neue Theile des sich erhebenden Zellgewebes der Axe zuführt. Damit ändert sich die Grenze zwischen Blatt und Axe, die Insertionsebene des ersteren, fortwährend; es ist also die Ansicht, dass das Blatt aus der ersten Höckeranlage von der Axe ein für alle Mal geschieden wäre, ganz irrig. Der umgekehrte Vorgang findet bei der Berindung des Stengels durch die Blattbasen statt, denn damit

1) Tobler verdreht diese Angabe (l. c. pag. 5 Sep) sogar in der Weise, dass nach Hofmeister durch die raschere Zunahme in die Breite und Ausbreitung des Blattes über einen grösseren Theil der Peripherie der Axe die Berindung des Axenumfangs durch Schichten des Blattgewebes zu Stande kommen soll!

werden die in die äussere Blattbasis aus der Axe aufgenommenen Gewebstheile, mit der Streckung der Internodien gleichsinnig wachsend, dem Stengel wieder zurückgegeben, wodurch die Grenze zwischen Blatt und Axe, die wir durch die Insertionsebene gelegt denken, abermals eine Aenderung erfährt. Denn die Berindungsschichten, obzwar blattbürtig, gehören nicht mehr dem Blatte, sondern der Axe, genauer dem Stengelgliede des Blattes, zu. Es darf darum die Frage nach dem Ursprung des Rindengewebes der Axe nicht verwechselt werden mit der Frage nach der Grenze zwischen Blatt und Axe, die „Stammbürtigkeit" mit der „Stammeigenheit". Das Rindengewebe ist zwar stammeigen, aber blattbürtig. Diese Reciprocität im Wachsthum des Blattes und des Stengelgliedes bezeugt eben die morphologische Einheit und Zusammengehörigkeit beider im Sprossgliede, die meiner Sprossgliedlehre zu Grunde liegt.

Welcher Art sind nun die Gegengründe, die von Tobler gegen die Berindungstheorie vorgebracht werden?

Einen Hauptbeweisgrund bildet bei ihm die „Scheitelcurve", welche nach abwärts durch die Blattinsertionen fortgesetzt, in die Oberfläche der Stengelglieder verlaufen soll, woraus geschlossen wird, dass die Rindenschichten der Stengelglieder nicht von den Blattbasen ausgehen können, weil dann diese Schichten über der Stammcurve liegen müssten. Dieser Curve kann aber in der vorliegenden Frage aus mehreren Gründen kein grosses Gewicht beigelegt werden. Einmal ist dies eine subjective nach abwärts verlängerte Linie von keiner streng fixirten Lage, sodann sind die vermeintlichen „Internodien" der jüngsten Blätter oftmals nichts anderes als „Entwickelungsfelder", die freilich nicht berindet sind, aber auch nichts gegen die Berindung der wahren Internodien beweisen; endlich geht auch eine möglichst correct gezogene Forsetzung der Scheitelcurve keineswegs immer in die Aussencontour der wahren Internodien über. Sie ist z. B. am Stammscheitel der Winterknospe von Fraxinus excelsior (in der folgenden Fig. 8) ganz unmöglich. Ebenso wenig würde sie sich für manche Längsschnitte der Scheitelregion bei Sachs, z. B. von Coriaria myrtifolia (Lehrb. IV. Aufl. Fig. 144) bewähren.

Ein anderer Einwand gegen die Berindungstheorie beruht gar auf einem blossen Missverständniss. Es müssten nämlich nach Tobler's Meinung klare mikroskopische Längsschnitte in hinreichend jungen Stadien „nothwendig eine Differenzirung des berindenden und des ursprünglichen Gewebes erkennen lassen", was aber nicht zu sehen ist. Der Verf. spricht von einem „Ueberwachsen des Blattgewebes über

das Axengewebe"; er stellt sich da die „Berindung" wörtlich so vor, dass die Blattbasis auf das bereits angelegte rein axile Internodium herunterwächst und ihm später Rindenschichten auflagert. Das Wort „Berindung" ist allerdings nicht zum glücklichsten gewählt und wird nur der Kürze halber in Ermangelung eines besseren beibehalten; aber derjenige, der die Berindungstheorie kritisirt und widerlegen will, sollte doch wissen, wie das Wort gemeint ist, sollte nicht gegen selbst ersonnene „Möglichkeiten" (wie Gleiten eines Gewebes auf dem anderen und nachträgliches Herabwachsen auf das nächste Internodium) ankämpfen. Der Verf. hat zwar als eine weitere Möglichkeit den richtigen Vorgang der Berindung berührt mit den Worten, „dass das später zur Auflösung des Contactes führende Längenwachsthum des Stammes ein gleichmässig mitlaufendes Wachsthum des Berindungsgewebes nach sich ziehen muss". Allein der auch dagegen erhobene Einwurf, dass damit nur das Berinden der Partieen in den Orthostichen, nicht auch in den seitlichen Lücken, in den Parastichen, erklärt wäre, ist unverständlich und nichtig. Denn wenn die jungen Blätter in der Knospe ganz dicht stehen, so müssen dann ihre berindenden Blattspuren den ganzen Stengel bedecken, etwaige unbedeckte, doch jedenfalls mikroskopische Lücken müssen makroskopisch gegen die auffälligen Blattspuren verschwinden oder (bei Abietineen) mit den Blattspuren sich combiniren.

Dies wird zur Widerlegung der gegen die Berindungstheorie sich auflehnenden Ansichten im Allgemeinen genügen.

II.

Es sollen nun die typischen Beispiele für die Berindung des Stengels durch die Blätter aus der Litteratur und zum Theil nach eigener Beobachtung einer weiteren Prüfung unterworfen werden.

I. Phycophyten.

Schon unter den Thallophyten (besser Phycophyten) zeigt die Gattung Chara sehr klar die Berindung, welche hier zuerst Al. Braun erkannt hat. Die Knotenzellen sind durch concave Wände von den Internodialzellen getrennt und stossen mit den Rändern an einander, die Internodialzellen sind von Anfang an zwischen ihnen eingeschlossen. Da aus den von der Knotenzelle abgeschnittenen Randzellen durch Hervorwölbung ihrer ganzen Aussenwand die Blattanlagen eines Quirls hervorgehen, so stehen die Quirle in vollkommenem Contacte über einander. Jedes Internodium kann sich weiterhin nur so strecken,

dass auch die Basis der Blatthöcker sich, nach abwärts und nach aufwärts mitwachsend, zu den „Rindenlappen“ oder Blattspuren entwickelt, was die Längsschnitte bei Sachs (Lehrb. IV. Aufl. Fig. 192) aufs deutlichste erkennen lassen. Tobler lässt hier die Berindung gelten, sagt aber, dass bei Chara aus den Basalzellen der Blätter am Knoten Zellfäden hervorsprossen, die sich an die Internodialzelle fest anschliessen. Das gilt für Batrachospermum, wo die vorgebildeten nackten Internodien erst nachträglich von herabwachsenden, seitlich erst später aneinander sich schliessenden Rindenzellfäden mehr oder weniger vollkommen berindet werden, aber nicht von Chara, wo die Vereinigung der „Rindenlappen“, die wohl den Zellfäden entsprechen, unter sich und mit der Internodialzelle congenital ist.

Unbegreiflich aber ist es, wie Sachs bei Chara die Rinde als urspünglich dem Stamm und nicht dem Blatt gehörend betrachten und (l. c. pag. 159) angeben konnte, dass deren Internodien schon der ersten Anlage nach zwischen den in merklichen Höhenabständen über einander auftretenden Blattquirlen vorhanden sind, da doch seine eigenen Bilder das Gegentheil zeigen. Man könnte zwar annehmen, dass das Blattprimordium in seiner Basis ein Stück Axe mitnimmt (etwa wie das Staubblattprimordium von Iris die Anlage zum äusseren Perigonblatt), welches dem Längenwachsthum des inneren Stengelgewebes (bei Chara der Internodialzelle) als äusseres Rindengewebe folgend vom Blatt sich wieder loslöst. Allein das wäre nur ein anderer mehr geschraubter Ausdruck für denselben Vorgang. Es ist zwar richtig, dass das Berindungsgewebe in zweiter Instanz aus der Axe stammt, da auch das Blatt diesen Ursprung hat, allein nicht darum handelt es sich, sondern um den directen Ursprung, und der ist aus dem Blatthöcker. Es ist doch natürlich, den Blatthöcker (bei Chara die Hervorwölbung der Randzelle), soweit er über die Insertionsebene sich erhoben hat, als reine Blattanlage anzusehen, da er, wenn das Stengelglied unentwickelt bleibt, oder wenn, wie bei Chara coronata und stelligera und den Nitellen, von Anfang an und für immer die Quirle der Blätter durch Internodien getrennt sind und eine Berindung unmöglich erscheint, gänzlich zum Blatte auswächst. Eher könnte man sagen, dass das Blatt mit seiner berindenden Basis mit dem sich streckenden Internodium (Internodialzelle bei Chara) congenital verwächst, in derselben Weise wie ein Achselspross von Symphytum etc. mit seiner Mutterachse. Für Chara wäre das zutreffend, da an den nacktfüssigen Zweigen derselben die „Rindenlappen“ auch frei von der Internodialzelle als besondere Zellfäden ausgebildet werden. Für die Metaphyten passt aber

diese Vorstellung weniger, da dort Blatt und Stengelglied eine morphologische Einheit bilden.

2. Bryophyten.

Derselbe vollkommene Contact der jüngsten Blattanlagen wie bei Chara herrscht auch bei den Laubmoosen. Aus jedem Segment der Scheitelzelle des Stengels geht dort bekanntlich eine Blattanlage hervor, welche die ganze Aussenwand des Segments verbraucht. Die Blattanlage entsteht terminal zum Segment (lateral nur zum ganzen Stengel), denn die Aussenwand bildet den Gipfel des Segmentes (des Sprossgliedes). „Der Vegetationspunkt", sagt Goebel (Vergl. Entw. pag. 210), „ist also ganz bedeckt mit Blattanlagen, zwischen denen eine freie Stengeloberfläche nicht zu sehen ist." Die untere Basis jeder Blattanlage wächst dann, wie besonders Leitgeb's bekannter Durchschnitt der Sprossspitze von Fontinalis zeigt, nach abwärts mit dem sich streckenden, durch das Stengelsegment repräsentirten Stengelgliede. Tobler weiss aus dem Umstand, den er selbst auch hervorhebt, dass „die Blätter am Stammscheitel noch völligen Contact besitzen, obwohl sie schon beträchtliche Grösse aufweisen", keine Folgerung für den Ursprung des peripherischen Stammgewebes abzuleiten, er vermengt vielmehr diese Frage mit der ganz verschiedenen Frage, wo die Grenze zwischen Stamm und Blatt gelegen ist, indem er die Begriffe „stammbürtig" und „stammeigen" verwechselt. Was er über die Grenze vorbringt, hat darum mit dem Ursprung der Stengelrinde gar nichts zu schaffen und mag daher auf sich beruhen.

3. Pteridophyten.

Sehr deutlich erkennt man auch den Antheil der Blattbasen an der Internodienbildung der Equiseten, wobei auf die vorzüglichen Bilder von Längsschnitten durch die oberen Sprosstheile bei Hofmeister und Sachs zu verweisen ist. Die Blätter stehen wie bei Chara in Quirlen, sind jedoch von Anfang an (congenital) zu gleich hohen Scheiden vereinigt.[1])

Die jüngste Scheide wird am Axenscheitel ringförmig angelegt, aufwärts und abwärts sanft sich abdachend, unmittelbar über der

---

1) Manche hielten die Scheiden der Equiseten für einzelne, am oberen Rande gezähnte Blätter. Es sind aber ganz bestimmt Blattquirle. Das bezeugen schon die Quirle der schildförmigen, denen von Taxus analogen Sporophylle, die gleich den Scheidenzähnen (den freien Endtheilen der vegetativen Blätter) aus ringförmigen, nur viel niedrigeren Wällen entspringen.

voraufgehenden, schon etwas mehr nach aufwärts mit der Scheitelkante sich erhoben habenden Scheidenanlage; höchstens liegt unter dem Winkel zwischen beiden und so auch zwischen den folgenden (Sachs l. c. Fig. 279 und 280 bei Equis. telmateja) eine oder zwei Lagen längererer, meist noch ungetheilter Zellen (die unteren Zellschichten des Stengelsegments), die Sachs mit *ii* als „an der Blattbildung sich nicht betheiligend“, also internodial bezeichnet. Daran hat sich nun Tobler gehalten und hat in diesen Zellschichten das beginnende stammbürtige Internodium erblickt, dagegen die von Sachs richtig als „Rindengewebe der entsprechenden Internodien“ *rr* bezeichnete gestreckte primäre Scheidenbasis[1]) „nach ihrer äusseren Abgliederung und ihrer Richtung im Verhältniss zu der des Stammes“ für eine so dicke Basis der definitiven Scheide gehalten. Auf dem Längsschnitt von Equis. variegatum Taf. XVIII Fig. 1 bei Hofmeister sind keine gestreckten „Internodialzellen“ [1]) wie bei Equis. telmateja und auch bei E. limosum (Hofm. Taf. XIX Fig. 1) zu sehen, weil die so gestreckten, doch kürzeren, tafelförmigen Oberflächenzellen des schlankeren Vegetationskegels dieser Art alsbald in kurze, isodiametrische Zellen zerfallen. Da meint denn Tobler, dass dieser Scheitel überhaupt noch keine Internodien besitzt, weil die Blattscheiden „noch“ dicht über einander im Contacte stehen; da könne über die Herkunft des peripherischen Stengelgewebes „wohl noch gar kein Urtheil gefällt werden“. Wirklich nicht? Woher sollen da die Internodien kommen? Es gehört nur eine nicht ganz flüchtige Beobachtung jener Längsschnitte dazu, um zu sehen, dass die Zellschichten *ii*, die sich nicht weiter vermehren, nur zum geringsten Theile zur Bildung der Internodien beitragen, welche vielmehr äusserlich von den immer mehr gestreckten Blattbasen gebildet werden, was besonders unwidersprechlich in der Fig. 281 von Sachs der Gefässbündelverlauf aus der definitiven Blattscheide zu den sich bildenden Fibrovasalsträngen des Stengels zeigt. Zwischen der Blattscheide und dem Internodium ist daselbst auch schon eine seichte Bucht sichtbar, welche zeigt, wie die „Abgrenzung und Richtung“ der primären Scheidenbasis sich ändert, weshalb auf solche Momente gar nichts zu geben ist.

Dieselbe Betheiligung der jungen Blattbasis an der Internodienbildung zeigt auch der Längsschnitt durch den Stengel mit zwei Reihen der Ober- und Unterblätter von Selaginella Galeottii auf Hofmeister's Taf. XXV. Die jüngsten Blätter stehen hier wieder in Contact, die

1) Mit dieser Bezeichnung hat Sachs, entgegen seiner theoretischen Ansicht, die Berindung thatsächlich zugestanden.

Basis der unteren älteren streckt sich wieder mehr und mehr, mit leicht geschwungener Conturlinie nach dem älteren Blatte darunter sich senkend und mit ihrem äussersten Grunde weiterhin der Axe parallel umbiegend. Auch hier beweist ferner der Verlauf der Gefässbündel im unteren Theile des Längsschnitts, dass die herabgezogene Blattbasis bereits dem Internodium zugehört. Eine aufmerksame Betrachtung der Hofmeister'schen Tafel würde alles Gerede über Spring's Monographie der Lycopodiaceen in Tobler's Arbeit überflüssig gemacht und sein Endresultat rectificirt haben.

4. Gymnospermen.

Ich komme nunmehr zu den Coniferen. Bei diesen ist nun die Betheiligung der Blattbasen an der Berindung der Axe mittels sog. Blattkissen oder Blattpolster so evident, dass auch Sachs dieselbe anerkennen und damit eine Ausnahme von seiner sonstigen Ansicht statuiren musste. (Lehrbuch, IV. Aufl. pag. 499). Tobler dagegen bleibt sich auch hier consequent und sucht entwickelungsgeschichtlich den Nachweis zu führen, dass die Blattkissen[1]) stammbürtig, blosse Wucherungen der ursprünglichen Axenrinde sind, welche anfänglich von der Blattbasis durch einen einspringenden Winkel getrennt sind. Dieser Winkel werde aber durch das weitere Dickenwachsthum dieser Stammpartieen ausgeglichen, und das Blattkissen gehe dann in die Blattbasis über. Sein Hauptbeweis ist der bereits im Allgemeinen besprochene, dass bereits unter dem jüngsten Blatte oder mehreren jüngsten Blättern mehrfach (bei Taxus, Juniperus) ein unberindetes Internodium zu sehen ist, dessen Contur mit der Verlängerung der Stammcurve zusammenfällt. Darauf werde ich später zurückkommen.

Zunächst sei bemerkt, dass schon der blosse Augenschein des fertigen Zustands Blattkissen und Nadel als zu einem Ganzen zusammengehörig zeigt, dass bisweilen (so bei der Fichte) der Grundtheil der Nadel als Stiel allmählich ins Kissen übergeht, mit seinen

1) Bei Tobler herrscht hier eine Verwirrung, dadurch verursacht, dass er nicht weiss, was unter Blattkissen oder Blattpolster allgemein verstanden wird. Er sagt: „Die Blattkissen seien nicht zu verwechseln mit den Stammpartieen, denen sie aufsitzen und die infolge der zwischen ihnen auftretenden Vertiefungen den Eindruck herunterlaufender Blattbasen erwecken", d. h. also, mit den Rindenpartieen der Axe, die man eben Blattkissen nennt. Der Verf. hält nämlich die Nadelbasen, welche bei Abies pinsapo zufällig die Form gerundeter Haftscheiben oder Kissen haben, für die Blattkissen und wundert sich dann, wie Jost die „haftscheibenartigen Blattkissen" von A. pinsapo mit der Berindung in Zusammenhang bringen will.

Rändern in die Ränder des Kissens herabläuft und gleich ihm aussen verkorkt und stehen bleibt, während die grüne Lamina abfällt. Das alles macht schon den genetischen Zusammenhang zwischen Kissen und Blattspreite höchst wahrscheinlich. Man beachte ferner einmal die Nadelblätter, welche unter der terminalen Winterknospe der Fichte dichter gedrängt stehen. Dieselben verbreitern sich unterhalb der Nadel in eine breit-ovale schuppenförmige Basis, mit deren Rändern sie sich auch der spiraligen Anordnung gemäss decken. Allein diese schuppenförmigen, aussen verkorkten Blattbasen sind nur oberwärts und nächst den Rändern frei, sonst der Axe „angewachsen", wie Fig. 2*c* eine solche abgeschnittene Blattbasis von innen zeigt. Die

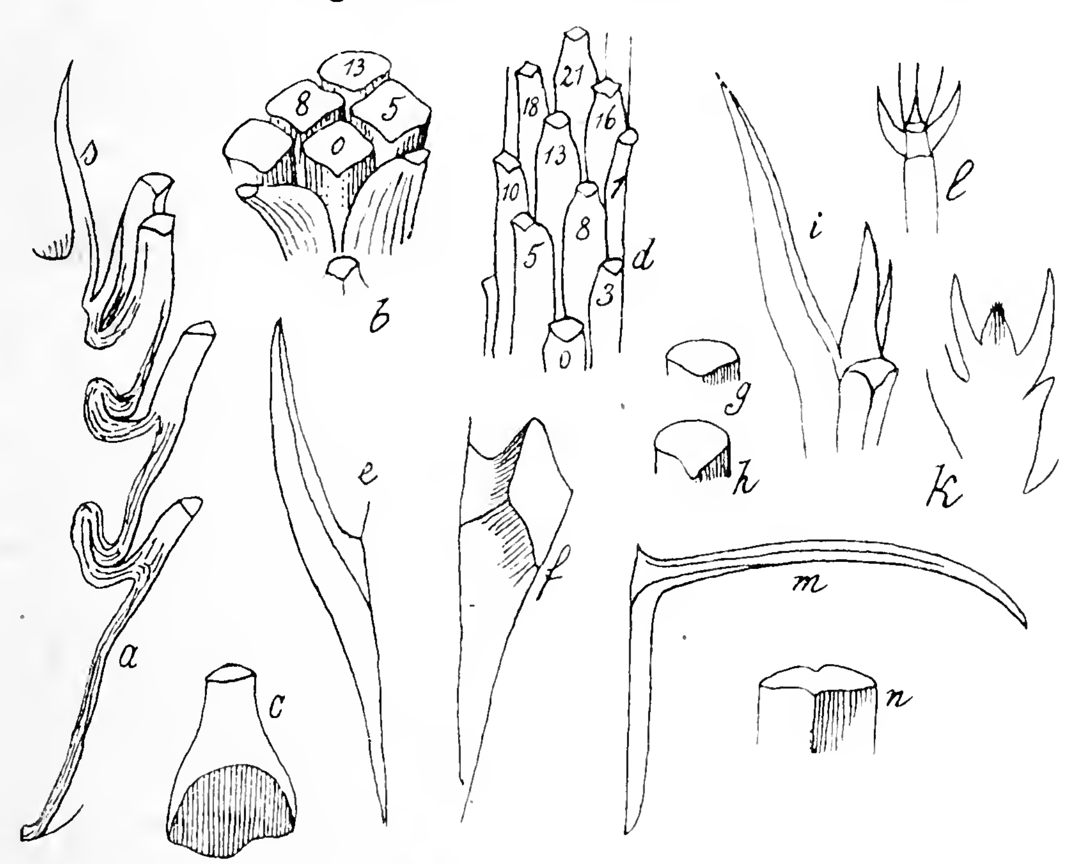


Fig. 2. Picea excelsa. *a* Kranz der am Grunde schuppenförmig verbreiterten Nadelblätter unter der Terminalknospe im Längsschnitt, *b* Tangentialschnitt derselben, *c* Basis eines solchen abgeschnittenen Nadelblattes von innen; *d* Zweig mit Blattkissen. — Cryptomeria japonica. *e* Blatt, *f* desgl. über der Basis durchschnitten, *g h* Querschnitte durch jüngere Blätter, *i* jüngste Blätter über zwei erwachsenen, *k* Längsschnitt durch den Zweiggipfel mit jungen Blättern, *l* Achselknospe mit kleiner aufsteigender Blattspur des Tragblattes. — Cr. elegans. *m* Blatt, *n* vergrösserter Querschnitt desselben.

„angewachsene" Partie der Schuppe ist nichts anderes als die absteigende Blattspur (Blattkissen), die hier ganz auffällig von der längs der Axe gestreckten Blattbasis gebildet wird. Fig. 2*a*, ein Längsschnitt durch den besagten Nadelkranz unter der Endknospe, von der ein unteres Schuppenblatt (Niederblatt) in *s* mit durchschnitten ist, zeigt die verdickten, aussen verkorkten, längs der Axe herabgezogenen, am Grunde durch einen emporgezogenen Winkel von der Axe abge-

setzten Blattbasen als Blattkissen. Man bemerkt sodann, wie das Blattkissen der tiefer an der mehr gestreckten, dünneren Axe stehenden Blätter sich ebenfalls nach abwärts verlängert und zwischen den benachbarten Blattkissen verschmälert sich hinabzieht.

Fig. 2*b* ist ein Radialschnitt durch die Blattbasen des besagten Nadelkranzes. Diese sind rhombenförmig und die oberen noch dicht an einander grenzend, so wie die Durchschnitte der Blätter in der Knospe (in der nachfolgenden Fig. 6*B* von Abies pinsapo), die Streckung der Blattbasen ist hier eben noch unbedeutend. Noch zeigt Fig. 2*d* ein Zweigstück der Fichte mit den verlängerten Blattspuren, von deren Ursprung noch weiterhin (pag. 455) die Rede sein wird

Die aufsteigende kurze Blattspur, schon an der oberen Basis der zwei unteren Nadelblätter der Fig. 2*a* sichtbar, am obersten noch kaum entwickelt, ist natürlich gleichen Ursprungs wie die absteigende Blattspur, ebenfalls blattbürtig, nämlich während der Axenstreckung vom emporgezogenen inneren Blattgrund gebildet.

Wir haben hier dieselben Verhältnisse der Berindung wie bei einer Chara, auf- und absteigende Blattspuren oder Blattkissen, wie bei Chara auf- und absteigende Rindenlappen, nur dass die ersteren bei der Fichte sehr kurz, bei vielen Coniferen schwach oder gar nicht markirt sind. Die Achselknospe entsteht ebenso wie bei Chara auf der aufsteigenden Blattspur, die bei letzterer, wenn fertil, verkürzt, bei der Fichte verlängert ist, so dass sie bei beiden etwa gleich entwickelt erscheint.

In noch anderer Weise kann man sich, ohne mikroskopische Untersuchung, von der blattbürtigen Natur der Blattkissen der Coniferen überzeugen. Man kann nämlich bei denselben zwei Hauptformen von Blattkissen unterscheiden, entsprechend der verschiedenen Form der Nadelblätter (Blattspreiten) selber.

1. Am häufigsten sind die Blattspreiten transversal mehr oder weniger abgeflacht und verbreitert (dorsiventral), dann sind auch die Blattkissen mässig gewölbt und, worauf es besonders ankommt, der Axe parallel überall gleich hoch erhaben, von der Basis des definitiven Blattes, resp. vom Blattstiel deutlich abgesetzt. Solche Blätter und Blattkissen findet man bei Abietineen, Taxus u. a.

2. Eine andere Form der Blattkissen besteht dort, wo die Blattspreiten von den Seiten zusammengedrückt, also median oder radial (nicht transversal) verbreitert und abgeflacht erscheinen. Diese Form ist seltener, bei Cryptomeria japonica und Araucarien (A. excelsa, A. Bidwilli) zu finden. Die untere scharfe Kante der seitlich stark

zusammengedrückten Blattspreite geht (z. B. bei Cryptomeria japonica Fig. 2 *ef*) allmählich in flachem Bogen in die ebenso scharfe, sich gegen das nächst untere Blatt allmählich senkende mittlere Längskante des Blattkissens über, so dass man nicht sagen kann, wo die Blattspreite aufhört und das Blattkissen anfängt. Es ist ohne Weiteres klar, dass hier die Blattbasen die ganze Axe bedecken, wie bei Blättern auf einer Axe aus gestauchten Stengelgliedern, obzwar sich die Stengelglieder auch hier beträchtlich gestreckt haben.

Aus dem Befunde der obersten jüngsten Blätter lässt sich ferner schliessen, welche Veränderungen mit den Blättern während ihrer Entwickelung vor sich gegangen sind. Diese jungen Blätter sind noch deutlich dorsiventral, auf der Innenseite, wie die Querschnitte Fig. 2 *g h* zeigen, abgeflacht, selbst etwas rinnig, auf der Unterseite mit stumpferer Mittelkante. Diese Blätter sind zwar aussen zur Basis gewölbt (Fig. 2 *g*) sitzen mit zwar breiter, doch noch nicht vorgezogener Basis der Axe ohne merkliches Internodium auf. An tieferstehenden Blättern hat sich die Oberseite mehr vorgewölbt, die Rückenkante ist schärfer geworden (Fig. 2 *h*), die äussere Basis ist schon etwas herabgezogen. Bilateral wird das Blatt schliesslich dadurch, dass die Rückenkante scharf und vorspringend sich gestaltet, wobei die ebenfalls bilaterale Basis zu einer längeren Blattspur vorgezogen wird. Zugleich hat sich auch die Innenseite zu einer stumpferen Kante vorgewölbt und musste sich natürlich auch die obere Basis mit der Axe entsprechend strecken (Fig. 2 *f*). Die ursprünglichen Blattränder verlaufen dann rippenartig auf beiden Seiten des bilateralen Blattes in die Ränder des Blattkissens (*ef*). Ueber der eigentlichen oberen Blattbasis ist dann auch noch eine, zwar sehr kurze und schwach markirte, spitz geendigte obere Blattspur zwischen den absteigenden Blattkissen zweier höherstehenden Blätter bemerkbar. Dieselbe dreieckige zugespitzte Blattspur sieht man wie bei der Fichte auch über dem Achselspross (*l*), woraus folgt, dass dieser hier ebenfalls auf der vergrösserten aufsteigenden Blattspur entspringt.

In den botanischen Gärten wird auch eine Cryptomeria elegans cultivirt, welche man dem Ansehen nach für eine eigene Art halten möchte, welche aber nach dem Zeugniss der Dendrologen nur eine stabil gewordene Jugendform der C. japonica vorstellt, wie solche auch bei anderen Coniferen (z. B. als Retinispora) vorkommen. Dieselbe besitzt viel feinere Zweige und flache, dorsiventrale, schmale, fast fadenförmige Blätter, deren Mediane, wie der Durchschnitt Fig. 2 *n* zeigt, auf der Oberseite von einer feinen Rinne, auf der Unterseite

von einer feinen rippenartigen Kante durchzogen sind. Die Blattkissen verlaufen von unten bis zur Blattbasis parallel der Axe, erscheinen daher fast unter einem rechten Winkel von der Blattspreite abgesetzt (Fig. 2 *m*). Es sind also die Blätter und Blattspuren dieser interessanten Form nach dem vorigen Typus, wie bei einer Abietinee oder bei Taxus gebildet. Dass diese Blattkissen wie die der Normalform von den gestreckten Blattbasen herrühren, beweist ohne Weiteres der genetische Zusammenhang beider Formen, sowie auch das gleiche Verhalten der jüngsten Blätter unter dem Vegetationspunkt.

Bei Thujopsis dolabrata und anderen Cupressineen findet man die beiden Blattformen auf demselben Zweige beisammen. Die Zweige von Thujopsis sind flachgedrückt, deren Blätter dimorph, nämlich auf den breiten Flächen zwei Reihen Blätter vom ersten Typus, dorsiventral, auf den schmalen Kanten zwei vom zweiten Typus, von den Seiten zusammengedrückt, bilateral, mit sehr schmaler Oberseite. Die Blattspur dieser Blätter wird hier noch deutlicher als bei Cryptomeria vom unteren Theile des Blattes gebildet, so dass es aussieht, als seien diese Blätter mit ihren oberen Schmalseiten über ihre halbe Höhe hinauf der Axe angewachsen. Die kurze Spreite der Flachblätter geht mit einem sanft geschweiften Bug in die der Axe parallele Blattspur über. Hier möchte die Ansicht Delpino's (resp. Gaudichaud's), auf die Tobler nach der Schultradition sehr von oben herabsieht, dass die verwachsenen Blätter die Axe bilden, wirklich annehmbar erscheinen.



Fig. 3. Thujopsis dolabrata. Längsschnitt des Axenscheitels und der Flachblätter.

Goebel hat bereits in Bot. Ztg. 1886 Taf. V Fig. 14 einen Längsschnitt durch einen Zweig und seinen Vegetationspunkt gegeben und damit das Vereintwachsthum der Blattbasen mit der Axe erläutert. Hier möge noch ein Längsschnitt (den ich vom Assistenten Docenten Dr. B. Němec anfertigen liess),[1]) durch die Endknospe im Winter, und zwar durch die Paare der Flachblätter, Platz finden, welcher den vollkommenen Contact dieser jungen Blätter zeigt (Fig. 3). Nur das oberste Blatt links unter dem ziemlich flachen Axenscheitel erscheint durch ein kurzes Axenintervall von dem darunter stehenden Blatte

1) Ich selbst bin leider durch die Unzulänglichkeit meiner am Staar operirten Augen zur Anfertigung mikroskopischer Schnitte unfähig geworden.

getrennt, ganz ähnlich wie das oberste Blatt (und dann noch die zwei tiefer folgenden Quirlblätter) von Juniperus communis in Tobler's Fig. 8. Tobler hält das Intervall für ein Internodium und will damit den axilen Ursprung des Rindengewebes der Internodien beweisen. Es ist das aber nur ein von dem Blatte noch unverbrauchter Theil des Axenscheitels, ein „Entwickelungsfeld“ dieses Blattes. Das diesem opponirte Blatt unserer Fig. 4 hat bereits das ganze Entwickelungsfeld verbraucht und steht darum im Contact mit dem darunter befindlichen Blatt. Auch in Tobler's Fig. 8 besteht bereits Contact zwischen den unteren entwickelten Blättern, der weiterhin nur durch congenitale Streckung der Blattbasen mit der Axe gelöst werden kann. Damit wird Tobler's gegen die Berindungstheorie ins Feld geführter Hauptbeweis hinfällig.

Die ungleiche Entwickelung der beiden Blätter des obersten Quirles deutet darauf hin, dass dieselben nicht gleichzeitig angelegt worden, und dies würde zur Bestätigung der von mir mehrfach ausgesprochenen Ansicht dienen, dass die quirlige Blattstellung bei den Metaphyten aus der spiraligen hervorgegangen ist. Die Cupressineen sind darum in dieser Hinsicht für fortgeschrittener zu halten als die Taxodieen und die Abietineen.

Von der Mittheilung des Längsschnittes durch die bilateralen Blätter der Knospe von Thujopsis kann ich Abstand nehmen, weil derselbe ganz ähnlich dem der Fig. 3 ist, da in der Knospe der Unterschied der dimorphen Blätter noch nicht so gross ist, wie auf dem entwickelten Zweige. Nur erscheint dort der Axenscheitel höher, weil der oberste Blattquirl dort zwischen die beiden obersten Quirle der Flachblätter in Fig. 3 fällt.

Ich bin übrigens in der Lage, noch weitere mikroskopische Längsschnittsbilder nach Präparaten von Dr. Němec, mit dem Zeichenapparate gezeichnet und von mir verkleinert, von Taxus baccata, Picea excelsa und Abies pinsapo vorzuführen.

Fig. 4 *A* stellt den Längsschnitt durch den oberen Theil einer Winterknospe (im Februar) von Taxus baccata dar. Das jüngste Blatt b_1, unter dem flachen Axenscheitel nur wenig vorgewölbt, ist in der That, wie Tobler es fand, durch einen deutlichen Axentheil von dem darunter durchschnittenen Blatte b_3 getrennt, dagegen hat sich die gleiche Axenpartie unter dem Blatte b_2 bereits mehr in die Basis dieses Blattes erhoben, die nach abwärts folgenden viel grösseren Blätter sitzen bereits alle mit breiter (resp. hoher) Basis im vollen Contact, durch scharfe Winkel von einander getrennt, der Axe auf.

Das scheinbare Internodium des jüngsten Blattes ist also abermals kein wahres Internodium, sondern nur ein „Entwickelungsfeld“, welches dazu bestimmt ist, im Blatte aufzugehen. Die Internodien entstehen erst unterhalb der tieferstehenden grösseren Blätter, deren Basen wieder mitgestreckt werden. Am entwickelten Zweige sind die Blattpolster wohl entwickelt, der Axe parallel laufend, mit scharfen Rändern, welche in die Ränder des Blattstiels sich fortsetzen.

Ein Längsschnitt durch den Axenscheitel einer anderen Knospe (Fig. 4 *B*) zeigt den Scheitel höher gewölbt und die zwei jüngsten Blätter des Schnittes nach abwärts ausgeschweift verlaufend. Das allerjüngste Blatt ist in diesem Schnitt wahrscheinlich nicht getroffen worden. Es ist wohl wahr, dass die jüngsten Blätter, welche ihr Entwickelungsfeld unlängst in sich aufgenommen haben, jenen älteren Blättern, deren Basis am Internodium sich hinabzieht, ganz ähnlich sehen, aber die zwischenliegenden im Contact befindlichen Blätter belehren uns über den verschiedenen Hergang bei der Bildung dieser zweierlei Blätter.



Fig. 4. Taxus baccata. *A B* Längsschnitte durch zwei Winterknospen. $b_1 b_2 b_3$ Reihenfolge der durchschnittenen Blätter von oben nach unten.

Sodann stellt Fig. 5 (Reichert Obj. 4 Oc. 2) einen Längsschnitt (Mikrotomschnitt) durch eine Winterknospe der Fichte dar, welche im Frühjahr (April) bereits die Knospenschuppen durchbrochen und im unteren Axentheil sich schon merklich gestreckt hat. Die obersten Blattanlagen, deren jüngste b_1 fast noch meniskenförmig, stehen vollkommen im Contact, zur Zeit keine Spur einer freien Axenoberfläche zwischen sich lassend; die Basen der tieferstehenden Blätter haben sich aber mit der Axe nach abwärts mehr oder weniger gestreckt und damit hat die Bildung der hinabsteigenden Blattspuren (Blattkissen) begonnen, von denen die des Blattes b_5 (des von oben fünften der durchschnittenen Blätter) deutlich der Axe parallel verläuft und durch einen geschweiften Bug vom eigentlichen Blatte sich

abhebt. Der Längsschnitt besitzt eine frappante Aehnlichkeit mit dem von Selaginella des Hofmeister'schen Werkes, auch mit denen von Equisetum, von der verschiedenen Blattstellung natürlich abgesehen.

Hiernach unterliegt es keinem Zweifel, dass sich die Blattbasen, während die Axe sich streckt, an der Bildung der Blattkissen betheiligen. Aber in welchem Maasse? Es erscheint geboten, bei den Abietineen, deren Winterknospen sehr reichblätterig sind, jüngere Entwickelungszustände zu untersuchen, um über die Bildung der Blattkissen völlig ins Reine zu kommen. Jost hat einen Längsschnitt durch eine Knospe mit eben (Anfang Juli) angelegten Blättern von der Fichte in Fig. 12 und von einer etwas älteren Winterknospe, vom November, von Abies pinsapo Boiss. in Fig. 17 seiner Tafel mitgetheilt. Man sieht überall zwischen den Blattanlagen Intervalle der Axe, aus welchen mehr oder weniger vorgewölbte, doch ziemlich flache Höcker sich erheben, welche gegen das über ihnen stehende Blatt meist ansteigend, etwa wie in unserer Fig. 1 *c d*, in dessen Basis übergehen, theilweise aber, bei A. pinsapo, von dem darüberstehenden Blatte auf dem Axenscheitel, sogar durch einen scharf einspringenden Winkel völlig getrennt, nur mit dessen Basis sich berührend, angetroffen werden.



Fig. 5. Picea excelsa. Längsschnitt eines die Winterknospe durchbrechenden sich streckenden Frühlingstriebes. b_1 b_2 b_3 b_4 b_5 Reihenfolge der durchschnittenen Blätter.

Ich habe nach Durchschnitten von Dr. Němec geschlossene Winterknospen von Ab. pinsapo und von der einheimischen Weisstanne im Januar und Februar des heurigen überaus milden Winters untersucht. Fig. 6 stellt in *A* einen halben Längsschnitt, in *B* einen Tangentialschnitt von A. pinsapo dar. Auf dem Längsschnitt sieht man immer je zwei Blattdurchschnitte über einander im vollkommensten Contact, zwischen je zwei Paaren aber die axilen Lücken mit schwach (schwächer als in Jost's Fig. 17) vorgewölbten Erhöhungen.

Die Regelmässigkeit im Abwechseln der Blattpaare und Lücken lässt schon darauf schliessen, dass nur ein Theil der Lücken durch den Schnitt getroffen wurde. Der Tangentialschnitt Fig. 6*B* lässt dies anschaulichst erkennen. Man sieht dort die 3., 5., 8., 13., 21. Reihen, der Längsschnitt in *A* ging durch eine 21. Reihe (Linie *a a*), anscheinend Orthostich; er schneidet die Blätter 0, 8, die Lücke zwischen Bl. 13 und 16, dann 21, 29, die Lücke zwischen 34 und 37 u. s. f. Die Bezifferung ist auch in Fig. 6*A* eingetragen: es stehen im Längsschnitt über einander Blätt 0, 8 — 21, 29 — 42, 50 — 63, 71. Es sind also die ungefähr rhombischen Querschnitte an der Insertionsbasis der Blätter [1]) nach Fig. 6*A* mit ihren vier Seiten oder doch wenigstens in den 8. Zeilen unter einander im vollkommenen Contact, in den 13. Zeilen aber, z. B. in Linie *bb*, liegen zwischen den Blättern die mit ihnen gleich hohen Axenintervalle.

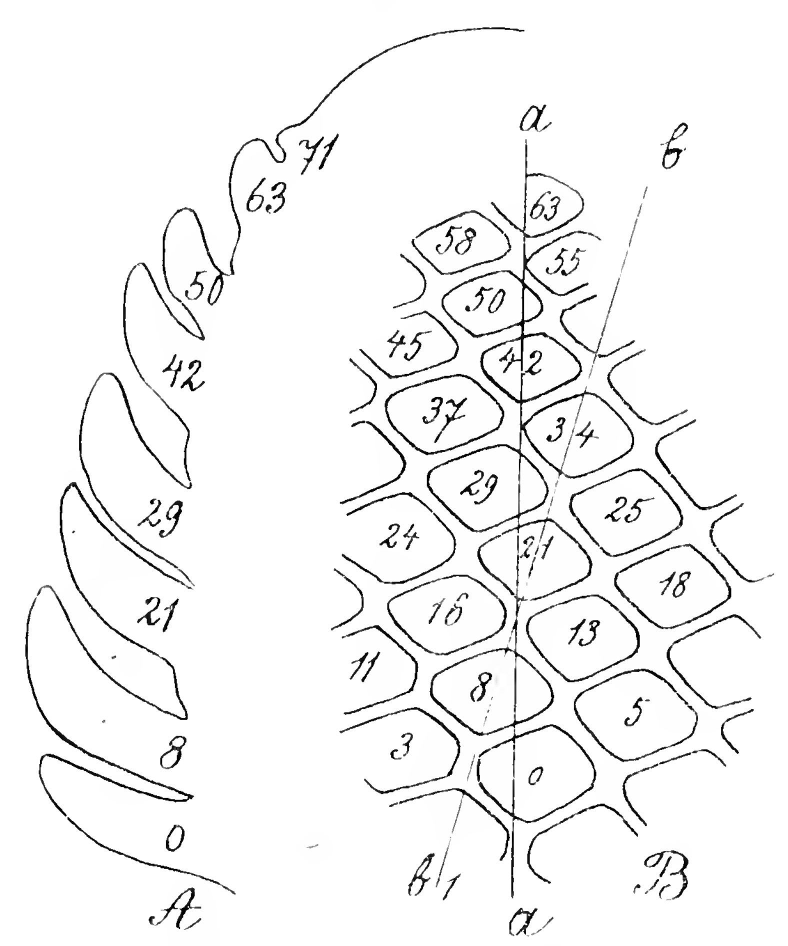


Fig. 6. Abies pinsapo. *A* halber Längsschnitt, *B* Tangentialschnitt der Winterknospe.

Was sind nun diese Intervalle? Sind es Entwickelungsfelder der Blätter, denen sie ganz ähnlich sehen (man vergl. Fig. 3 u. 4), oder sind es Internodien und die Vorwölbungen Anfänge von Blattkissen? Entwickelungsfelder im gewöhnlichen Sinne können es nicht sein, denn ihre Vorwölbungen können von den Blättern nicht aufgebraucht werden. Wenn es aber Blattkissen sind, so weichen sie von anderen Blattkissen dadurch bedeutend ab, dass sie frühzeitig, lange vor der Streckung der Knospenaxe, und nicht aus den Blattbasen, sondern aus den axilen Zwischenräumen entstehen.

Diesmal hat also Tobler recht, wenn er sagt, die Fig. 17 von Jost erwecke entschieden den Eindruck, als ob man es hier mit hervorgewölbten Axenpartien („Internodien") zu thun habe, und Jost selbst gibt zu (l. c. pag. 217), dass es sich da wirklich „um eine Vor-

1) In Fig. 6*B* ist natürlich dieser Contact nicht sichtbar, weil die Querschnitte der Blätter mehr oder weniger über der Insertionsbasis liegen.

wölbung aus dem Stamm heraus handelt", wie das die (dort auspunktirte) Stammcurve, welche sämmtliche obere Blattansätze mit einander verbindet, deutlich zeigt. Anderseits aber weist Jost darauf hin, dass das Polster unter der Blattbasis, wenn die Knospenaxe sich streckt, wie bei der Fichte langgestreckt erscheint, und dass also auch bei A. pinsapo eine Gliederung des Blattes in Blattkissen und Blattlamina eintritt.

Darin scheint ein Widerspruch zu liegen, denn wie kann das Blattkissen einmal aus der Blattbasis und dann wieder aus der axilen Lücke entstehen? Jost hat zwar in der eben erschienenen zweiten Abhandlung über die Theorie der Verschiebung, Bot. Ztg. 1902, H. 2, in die Stelle „Vorwölbung aus dem Stamm" einen anderen Sinn gelegt, doch aber ist sie auch nach dem strengen Wortlaute ebenso richtig wie der Ursprung aus der Blattbasis. Der scheinbare Widerspruch klärt sich aber in folgender Weise auf.

Man muss das Knospenstadium der Fig. 6 *B* mit dem fertigen Zustand des daraus erwachsenen Zweiges vergleichen. Ich wähle dazu einen Zweig der Fichte (Fig. 2 *d*), weil bei sonst gleichen Verhältnissen die Blattkissen dieser Art scharf getrennt erscheinen, während sie bei Abies pinsapo, wie bei den Tannen überhaupt, in der Jugend schwach, im erwachsenen Zustand infolge ausgleichenden Dickenwachsthums der Axe gar nicht mehr hervortreten.

Man sieht sogleich, dass die Lücke zwischen den Blättern 5 und 8, durch welche Blatt 13 von Bl. 0 in Fig. 6 *B* getrennt wird, dem (oft stark) verschmälerten unteren Theil der Blattspur des Blattes 13 in Fig. 2 *d*, welche zwischen den Blattkissen von Blatt 5 und 8 liegt, genau entspricht. Aber gleichzeitig nimmt man wahr, dass der obere breite Theil des Blattkissens einen anderen Ursprung haben muss, nämlich aus der gestreckten Basis des Blattes 13 selbst. Denn diese Blattbasis, wie die eines jeden Knospenblattes, steht im Ruhezustand der Knospe, wie Fig. 6 *A* zeigt, mit ihrer Unterseite am Grunde im genauen Contacte mit den oberen Seiten der Blätter 5 und 8, von denen das Blatt 13 durch Streckung der Axe nicht anders entfernt werden kann, als durch gleichzeitige Streckung seiner unterseitigen Blattbasis.

Nunmehr wird der Ursprung und die Entstehung der Blattkissen bei Picea, Abies und wohl allen Abietineen vollkommen klar. Die Blattkissen haben hier einen gemischten Ursprung, im unteren Theile aus der Axe, im oberen breiten Theile aus der Blattbasis. Der untere Theil wird schon frühzeitig in der jugendlichen Knospe im

Sommer angelegt und verharrt fast unverändert bis zum nächsten Frühjahr, der obere bildet sich erst beim Auswachsen der Knospe und bei der Streckung der Axe, wie anderwärts die Blattspuren sich bilden. Der schärfere Winkel, der zwischen dem axenbürtigen Blattkissen und der Blattbasis in der Knospe anfänglich besteht, wird beim weiteren Längenwachsthum des Zweiges ausgeglichen.

Der genetische Unterschied beider Theile des Blattkissens scheint hiernach sehr gross zu sein, verringert sich aber durch folgende Erwägung. Das primäre Kissen in der Knospe hängt, obzwar aus dem axilen Intervall hervorgegangen, bald mehr oder weniger hoch, deutlich mit der Rückseite des supraponirten Blattes zusammen, wie es unsere Fig. 6 *A* und z. Th. auch Jost's Fig. 12 und 17 zeigen. Es erscheint also wie eine fersenartige Verlängerung der Blattbasis nach abwärts, wie ein Zuwachs derselben aus der Axe in deren radialer Richtung, hierdurch von dem die Verdickung des Blattes sonst verursachenden Zuwachs sich unterscheidend. Wenn dann, sobald die Axe sich zu strecken beginnt, aus dieser Blattferse der untere Theil des definitiven Blattkissens entsteht, so steht doch auch dieser in einer genetischen Beziehung zur Blattbasis und es stellt sich das ganze Blattkissen als ein einheitliches Gebilde dar. Dieser Auffassung entspricht auch die sonst etwas räthselhafte, halbschematische Fig. 8 von Picea excelsa bei Jost.

Zuletzt sei noch auf den Radialschnitt durch den Nadelkranz unter der Endknospe der Fichte (Fig. 2 *b*) hingewiesen, welcher aus denselben Rhomben wie in Fig. 6 *B* besteht, Durchschnitten von Blättern, deren Basen, besonders die der oberen, sich nur wenig als Blattkissen gestreckt haben.

Längsschnitte durch die Winterknospe von Abies pectinata zeigten mir dasselbe wie die von A. pinsapo, nämlich dieselben Lücken und primären Blattkissen zwischen den Blättern, weshalb ich eine weitere Besprechung derselben sparen kann.

Auch die mikroskopische Untersuchung guter Mikrotomschnitte der Scheitelregion der Coniferen hat ergeben, dass die Blattkissen ganz oder doch zum grösseren oberen Theile (Abietineen) aus der sich streckenden Blattbasis hervorgehen, nur bei den Abietineen, soviel mir bisher bekannt, im unteren Theile auch aus der interfoliaren Axe ihren Ursprung nehmen.

5. Angiospermen.

Bei den Angiospermen findet man dieselbe Bildung der Blattspuren wie bei den Pteridophyten und Coniferen wieder, wenn die-

selben auch meistens nicht als Blattkissen vorspringen wie bei den letztgenannten. Die nachstehenden Mikrotomschnitte, ebenfalls von Dr. Němec angefertigt und mit der Camera gezeichnet, mögen es beweisen.

Zuvor will ich aber noch bemerken, dass ein Längsschnitt durch die obere Sprosspartie von Casuarina, den ich gesehen habe und den schon Hofmeister als Beleg zu seiner Berindungstheorie aufführt, im Wesentlichen (natürlich mit Ausnahme der segmentirenden Terminalzelle) mit dem von Equisetum übereinstimmt, weshalb ich von einer Zeichnung desselben absehe.

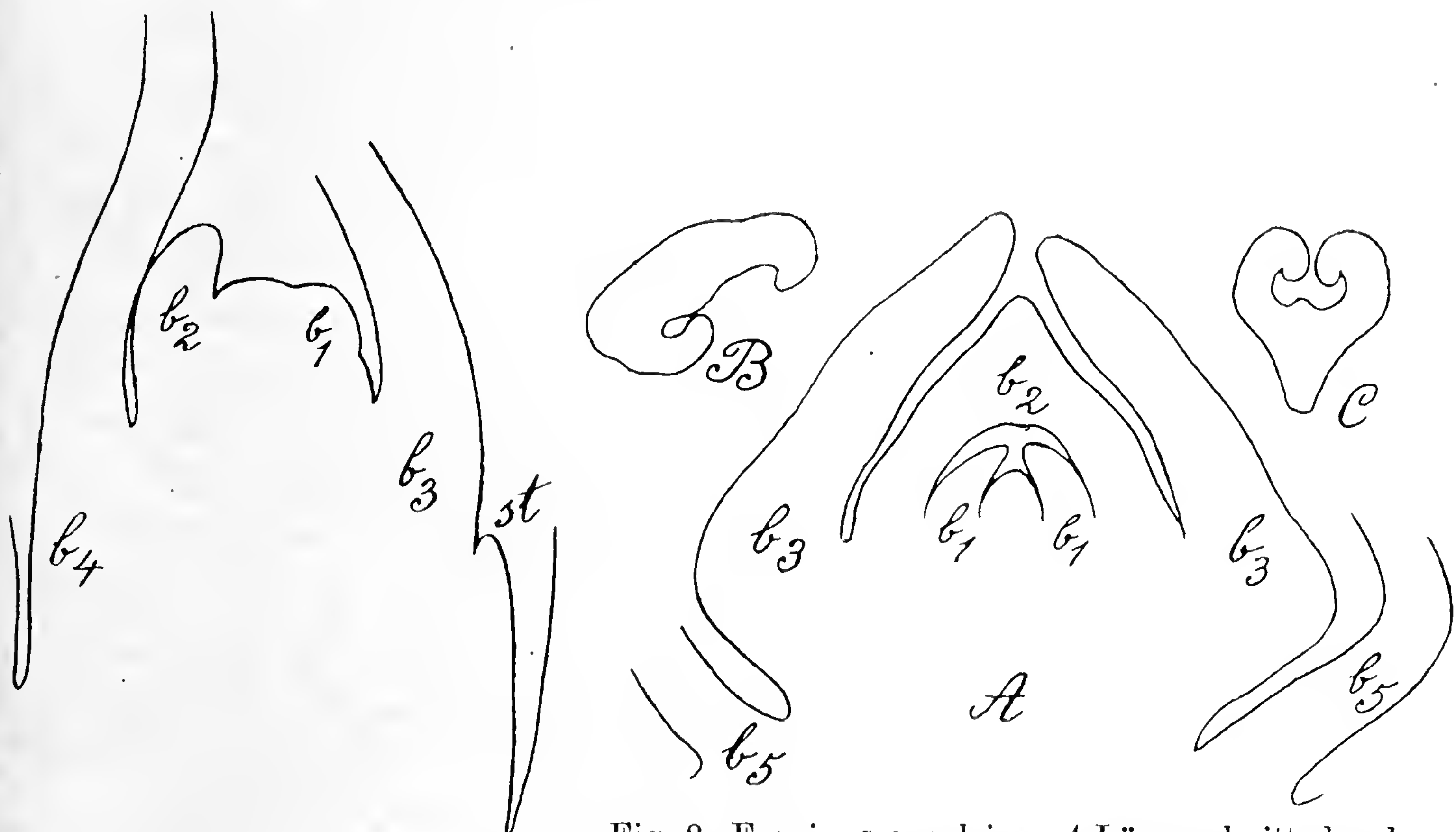


Fig. 7. Salix purpurea. Längsschnitt durch den Axenscheitel. b_1 b_2 b_3 b_4 aufeinander folgende Blätter des Durchschnitts.

Fig. 8. Fraxinus excelsior. *A* Längsschnitt durch die Winterknospe, $b_1 b_2 b_3 b_5$ decussirte Blattpaare in absteigender Reihenfolge. *B C* zwei Blattquerschnitte mit Anlage der Blättchen aus dem Querschnitt einer solchen Knospe.

Fig. 7 ist ein Längsschnitt durch die Scheitelregion von Salix purpurea. Der Vegetationspunkt ist hier sehr flach, unter dem jüngsten Blatt b_1 befindet sich ein scharf abgesetztes offenbar freies Stück des Axenscheitels, welches wieder sehr an das der Fig. 4 und der Tobler'schen Fig. 5 von Taxus erinnert und welches ohne weitere Orientirung auch wieder für ein ursprünglich axiles Internodium gehalten werden könnte. Es ist das aber zweifellos ein vom Blatt b_1 noch unverbrauchter Theil des Axenscheitels, welcher demnächst von diesem Blatt zu seinem Dickenwachsthum verwendet worden wäre. Denn schon das nächst tiefere Blatt b_2 grenzt ohne Spur einer freien

Axe mit ganz spitzem Winkel an das darunter stehende Blatt an, dessen Basis wie die der übrigen Blätter sich bereits als Blattspur beträchtlich gestreckt hat und damit der Axe wieder anheim fiel. In *st* ist die Stipula nebst Blattspur eines durch den Schnitt sonst entfernten Blattes.

Eigenthümlich ist der Längsschnitt durch eine noch geschlossene Winterknospe von Fraxinus excelsior (Fig. 8*A*). Die decussirten Laubblätter sind innerhalb der nicht mehr mitgezeichneten Schuppenblätter in fünf Paaren vorhanden, davon das oberste Paar b_1, das dritte und fünfte von oben b_3 b_5 median durchschnitten, von den Paaren b_2 b_4 das vordere Blatt durch den Schnitt entfernt, das hintere Blatt b_2 kappenförmig erscheinend. Die drei obersten Paare stehen im lückenlosen Contact, in einer breiten horizontalen Ebene inserirt, der Vegetationspunkt ist verhältnissmässig klein, kurz conisch. Die Blätter b_3 bilden bereits eine wulstig vorspringende Blattspur, die Axe ist unter ihnen und unter den in der Figur nicht sichtbaren Blättern b_4 stark contrahirt. Sollen später die oberen Blattpaare durch Streckung der Axe von einander entfernt werden, so müssen auf den Internodien Blattspuren wie von den Blättern b_3 gebildet werden. Also auch hier ist die Berindung der Stengelglieder durch die Blattspuren unzweifelhaft.

Die in Fig. 8 beigegebenen Querschnitte *B C* der Blätter b_3 b_2, einem ganzen Querschnitt einer zweiten Knospe entnommen, zeigen die Bildung der Seitenblättchen.

Man vergleiche mit dem Längsschnitt von Fraxinus die sehr ähnliche Fig. 118 im Lehrb. von Sachs, 4. Aufl., zu Helianthus annuus, sowie Fig. 129 zu Clematis, beide mit ebenfalls decussirten Blättern, und man wird nunmehr auch in diesen Bildern die Berindung des Stengels durch die Blattbasen erkennen. Die Fig. 144 ebendort, zu Coriaria myrtifolia gehörig, macht auch denselben Eindruck.

Von den Pflanzen mit umfassenden, scheidigen Blättern ist bisher nur von Zea mais die Scheitelregion untersucht worden. Schon Sachs führte (neben Chara), den Mais als Beispiel dafür an, dass „die Internodien schon der ersten Anlage nach vorhanden sind, indem die consecutiven Blätter oder Blattquirle in merklichen Höhenabständen über einander auftreten". Auch Tobler fand die jüngste, noch uhrglasförmige Blattanlage von dem darunter stehenden, bereits scheidigen Blatte durch ein „Internodium" schon ursprünglich getrennt. In Ermangelung eines eigenen Beobachtungsmaterials werde ich mich an die Bilder der genannten Autoren halten. Dem Längsschnitt Tobler's (Fig. 4) fehlt gerade das Wichtigste, der Anschluss an ältere

Blätter. Viel besser und lehrreicher sind die Bilder von Sachs (l. c. Fig. 117 *A* und *B*). Das jüngste Blatt in *A* mit seinem (vermeintlichen) Internodium erinnert stark an das jüngste Blatt mit seinem „Entwickelungsfelde“ von Taxus baccata und Salix purpurea unserer Fig. 4 und 7. In *B* (von Sachs) ist das „Internodium“ bereits verschwunden, denn die jüngste Blattanlage reicht bereits hinab bis zur Achselknospe des dritten Blattes *b''*, welche (nach der punktirten Contur der Blattscheide des zweiten Blattes *b'*) nicht etwa aus dem „Internodium“, sondern unter ihm entsprungen ist. Ferner steht das dritte Blatt unmittelbar ohne ein zwischenliegendes Internodium über einem vierten Blatt *b'''*. Wirkliche Internodien können zwischen allen diesen Blättern nur durch eine Streckung der Blattbasen (die bereits am untersten Blatte anfängt) zugleich mit der Streckung der Axe und Berindung der letzteren durch die Blattbasen sich einschieben. Das scheinbare Internodium unter dem jeweils jüngsten Blatte ist also noch gar kein Internodium, sondern nur ein zur Zeit noch unverbrauchter Rest des Axenscheitels, womit die auf dieses Internodium gestützte Ansicht von Sachs und von Tobler fällt.

Ganz besonders sicher glaubt Tobler den Beweis der Behauptung, dass das Rindengewebe ein ursprüngliches Stammgewebe sei, bei Elodea und anderen Wasserpflanzen (wie Hippuris) geführt zu haben. Er gibt in Fig. 1 eine Scheitelansicht von Elodea canadensis. Schönere und deutlichere Bilder findet man auf der Wandtafel XXX von Kny. Man ersieht aus denselben, wie die ersten, mit einer sich vorwölbenden Zelle beginnenden Blatthöcker sich alsbald tangential verbreitern, quergestreckte Protuberanzen bildend. Die regelmässig alternirenden Quirle sind bekanntlich dreiblätterig, an Zweiganfängen auch nur zweiblätterig; die Blattanlagen an den oberen Quirlen am Axenscheitel sind noch durch Lücken des Axenscheitels getrennt. Zwischen den übereinander (in Orthostichen) stehenden Blättern zweier supraponirten Quirle liegt immer ein freies Intervall des Axenscheitels, dessen Höhe etwa der Dicke der Blätter gleichkommt. Diese Lücke hält wieder Tobler für ein nacktes Internodium, dessen Contur mit der sog. Stammcurve natürlich zusammenfällt. Allein in diese Lücken reichen von beiden Seiten die Seitentheile je zweier Blätter eines alternirenden Quirles hinein, so dass nur unter der Mediane jedes Blattes eine Axenlücke übrig bleibt. Zwischen den Blättern der aufeinanderfolgenden Quirle, in den Parastichen, herrscht seitlicher Contact.

Allein in den tieferstehenden, älteren Quirlen, die ich an der lebenden Pflanze allein untersucht habe, berühren sich die drei Blätter

nicht nur, sondern sie greifen sogar mit den Rändern etwas übereinander. Diese Berührung und dieses Uebergreifen kann nur auf Kosten der erwähnten Stammlücken vor sich gehen, d. h. die Blattbasen verbreitern sich noch derart, dass die freie Stammoberfläche in ihren Rändern aufgeht. Jene Lücken sind also wiederum keine Internodien, sondern Entwickelungsfelder, die von den Blättern aufgebraucht und ausgefüllt werden.

Ich habe aber auch noch eine andere Art der Gattung, die Elodea densa näher untersucht und Herr Dr. Němec hat auf meine Veranlassung auch Mikrotomschnitte gemacht und gezeichnet, welche die fraglichen Verhältnisse vollständig aufklären. Die Art ist viel stattlicher, ihre Quirle sind vier- und fünfblätterig und die Blätter decken sich im selben Quirle an der Basis mit noch breiteren Randtheilen, die Quirle sind also wie bei der vorigen Art nicht ganz vollkommen. Eine mächtige, ungemein reichquirlige und reichblätterige Laubknospe aus dicht gedrängten Quirlen bildet den Abschluss des Stengels.

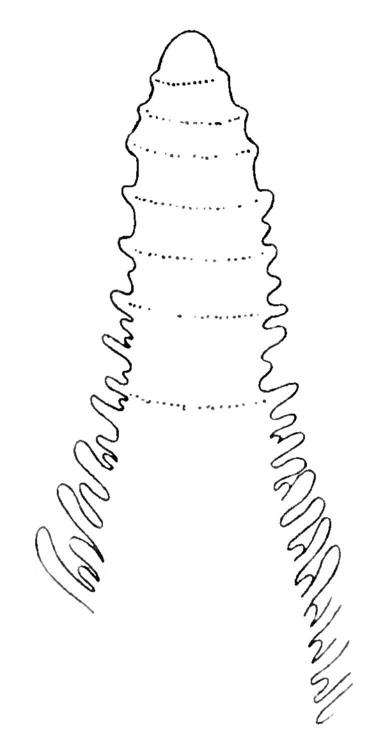


Fig. 9. Elodea densa. Längsschnitt durch den langen Axenscheitel.

Der ungemein lange, mit zahlreichen Quirlen junger kleiner Blätter besetzte Axenscheitel ist in Fig. 9 dargestellt. Die obersten supraponirten Blattquirle lassen wie bei E. canadensis zwischen den annähernd median durchschnittenen, Orthostiche bildenden Blättern grössere Axenintervalle erblicken, tiefer unten erscheinen aber zwischen den Blättern der Orthostiche statt der Lücken je 1—2 kleinere Blattquerschnitte eingeschaltet. Das rührt davon her, dass die Blätter der betreffenden Quirle sich mittlerweile verbreitert haben und mit den Rändern zusammentreffen oder übergreifen, was Fig. 10 *A*, ein Tangentialschnitt über den Blattbasen klar zeigt. Ein Schnitt in der Linie *aa* wird die Blätter des Orthostiches und, je nachdem, den Randtheil einer oder beider zwischenliegenden Blätter treffen. Die Blätter verschiedener Quirle stehen dann in vollkommenem oder fast vollkommenem Contact. Diesen Contact zeigt auch der Längsschnitt durch noch tieferstehende, grösser entwickelte Blätter in Fig. 10 *B*. Man sieht dort in den früheren Lücken zwischen den median durchschnittenen Blättern *bb* des Orthostichs, in welche Gefässbündel eintreten, die eingeschobenen, einander deckenden Blattränder der alternirenden Quirle. In Fig. 10 *C* ist schliesslich ein Längsschnitt des

Stengels nach der Linie *bb* in Fig. 10 *A*, geführt durch die supraponirten Seitentheile der Blätter alternirender Quirle und durch die bekannten Squamulae (oder Stipulae) intravaginales *st*, und zwar aus einer noch tieferen Region, wo bereits der Stengel sich zu strecken

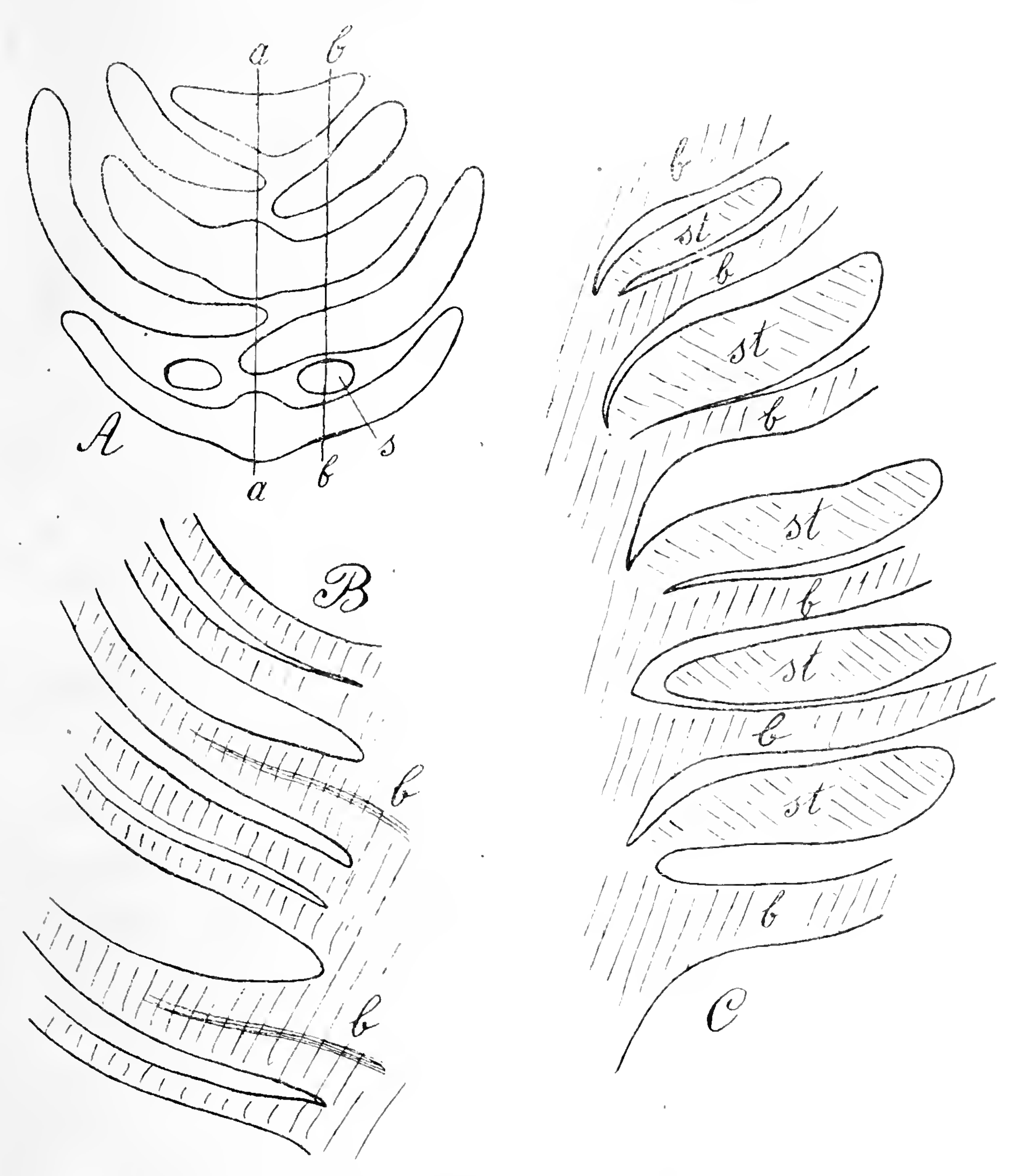


Fig. 10. Elodea densa. *A* Tangentialschnitt durch Blätter von fünf Quirlen am Axenscheitel, *s* squamulae intravaginales; *B* Längsschnitt einer tieferen Partie des Axenscheitels, nach der Linie *aa* in *A*, *bb* Blätter eines Orthostichs, dazwischen über einander greifende Blattränder aus alternirenden Quirlen; *C* Längsschnitt einer noch tieferen Partie nach der Linie *bb* in *A*, mit beginnender Abwärtsstreckung der Blätter längs der Axe, *st* squamulae intravaginales.

und die Quirle aus einander zu rücken anfangen. Man sieht deutlich, wie die unteren Basen der Blätter auf den sich einschiebenden Stengelgliedern, deren Wachsthum folgend, herabgezogen werden.

Auch das „beste Object“ zum Nachweise der Stammbürtigkeit der Stengelrinde, Elodea, liefert diesen Nachweis nicht, weil die vermeintlichen nackten Internodien der jüngsten Blätter als blosse, später

verschwindende Entwickelungsfelder zwischenliegender Blätter sich erweisen, die wahren Internodien aber erst viel tiefer und viel später, nur unter nothwendiger Theilnahme der Blattbasen, auftreten.

Im Wesentlichen gleich wie Elodea verhält sich Hippuris, obzwar als dicotyle Pflanze von ersterer verwandtschaftlich weit entfernt. Der Längsschnitt Fig. 11 *A* stimmt im Ganzen mit dem der Tobler'schen Fig. 3 überein, die Bewerthung desselben Objectes ist meinerseits wieder eine andere. Im oberen Theile des Axenscheitels ist rechts ein Orthostich mit den zwischenliegenden Lücken, links sind unterhalb einer solchen Lücke die Randtheile aller alternirenden Quirle

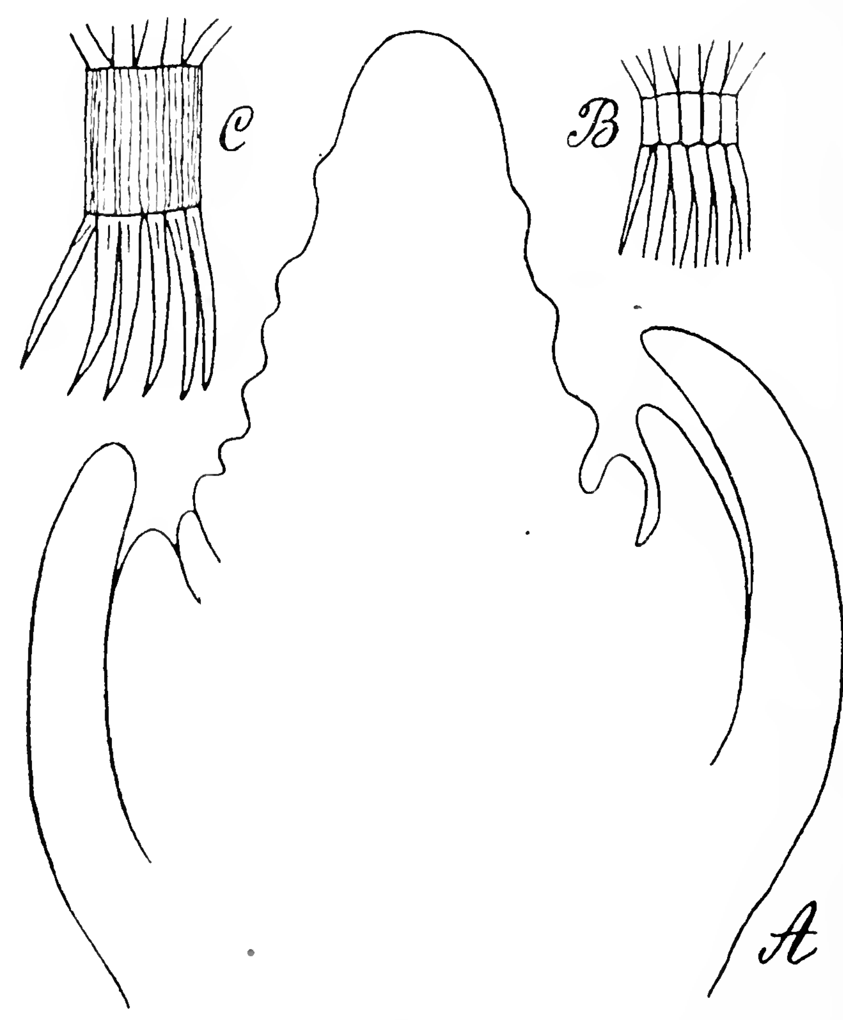


Fig. 11. Hippuris vulgaris. *A* Längsschnitt durch den Axenscheitel. *B C* jüngeres und älteres Internodium zwischen zwei Quirlen.

durch den Schnitt getroffen. Die weiter erwachsenen Blätter der unteren Quirle stehen bereits im vollkommensten Contact über einander, der in tieferer Stengelregion nur durch Verlängerung der Blattbasen nach abwärts gelöst werden kann. Die von den Blattbasen sich herabziehenden, rippenförmigen Blattspuren zwischen noch wenig durch kurze Internodien von einander getrennten Quirlen sieht man ähnlich den Blattkissen der Coniferen durch Furchen getrennt. (Fig. 11 *B*.) Indem aber auf älteren längeren Internodien die verbreiterten Blattspuren selbst wieder längs berippt werden, erscheinen diese (zusammengesetzten) Internodien zuletzt gleichmässig vielrippig. (Fig. 11 *C*.)

Alle hier vorgeführten Pflanzen aus den verschiedensten Familien und Hauptabtheilungen des Pflanzenreiches beweisen die Richtigkeit der Hofmeister'schen Berindungslehre und haben z. Th. die bisher wenig beachtete Thatsache ans Licht gebracht, dass die Blattanlagen, wenn sie auch anfangs in merklichen Höhenabständen über vorausgehenden Blättern hervorsprossen, später durch Ausnützung des ihnen gebotenen Entwickelungsfeldes in Contact gerathen und nicht anders als durch Abgabe ihrer Basen an die Axe durch entwickelte Stengelglieder aus einander rücken können. Per inductionem kann man bis auf weiteres auf die grosse Verbreitung, ja Allgemeinheit der Berindung des Stengels durch die Blätter schliessen. Doch wird es noch weiterer Untersuchungen bedürfen, um festzustellen, ob nicht doch auch Fälle vorkommen, in denen kein Contact der jungen Blätter und auch keine Berindung der von Anfang an vorhandenen Stengelglieder stattfindet. Denn wenn bei einer Chara und allen Nitellen die Internodien unberindet bleiben können, so ist die gleiche Möglichkeit bei den Metaphyten (Gefässpflanzen) auch nicht ausgeschlossen, nur muss sie anders als in Tobler's Abhandlung factisch nachgewiesen werden. Es sind in dieser Hinsicht besonders Pflanzen mit rudimentärer Blattbildung, wie z. B. Cacteen, zu untersuchen.

Schliesslich kann ich auch das Phänomen der mit Blattflügeln am Stengel „herablaufenden Blätter", dem Tobler noch besondere Aufmerksamkeit gewidmet und das er auch entwickelungsgeschichtlich untersucht hat, nicht mit Stillschweigen übergehen. Er bestreitet die Betheiligung der Blätter bei der Bildung solcher Flügel, namentlich ein wirkliches Herabwachsen der Blattränder auf die Internodien. Er fand bei Cirsium palustre die erste Anlage eines Flügels an Internodien zwischen bereits beträchtlich grossen Blättern. Sie entsteht als senkrechter Auswuchs des Stengels in der Weise einer Emergenz und ihre Bildung schreitet nach oben und unten am Internodium fort. Die Flügel treten somit erst später mit den Rändern der Blattbasis in Berührung und Verbindung.

Ich kann mich nur an diese Angaben halten, die ich als richtig voraussetze. Aber folgt aus ihnen wirklich die völlige Unabhängigkeit der Stengelflügel von den Blättern? Tobler gibt selbst an, dass zwischen den Blattanlagen am jungen Scheitel von Cirsium Contact „in einem reichen Maasse" vorhanden ist, dass das vierte und fünfte Blatt im Profil meist noch im Contact steht. Hieraus folgt, wie nicht anders zu erwarten war, dass die ursprünglichen Blattbasen

als Blattspuren die jungen Internodien bekleiden. Die Flügel entstehen also, wenn auch anfangs von den Rändern des eigentlichen (definitiven) Blattes getrennt und verspätet, doch aus den Rändern der Blattspuren und stammen in letzter Instanz doch von den Blattanlagen ab. Dass sie, da die Blattspuren auf den Internodien bereits dem Stengel angehören, erst auf diesem entstehen, soll damit nicht in Abrede gestellt werden.

Uebrigens bedarf es noch weiterer ontogenetischer Untersuchungen, ob nicht anderswo, z. B. bei den Boragineen, die Flügel gleich beim ersten Herabwachsen der Blattbasen im Anschlusse an die Blattränder sich zu bilden anfangen.

Die beschreibende Botanik wird aber den Ausdruck folia decurrentia, der ja nicht auf die Art und Weise der Entwickelung, sondern auf das Aussehen im fertigen Zustand sich bezieht, auch für Cirsium und ähnliche ruhig beibehalten.

Aus der ganzen Darstellung dieser Arbeit wird der aufmerksame Leser bereits es inne geworden sein, welche irrige Vorstellungen und Beurtheilungsfehler es veranlasst haben, dass eine so wohl begründete Lehre, wie die von Hofmeister in die botanische Morphologie eingeführte Berindungstheorie, wieder nicht bloss in Frage gestellt, sondern sogar als durch wiederholte Beobachtungen widerlegt hingestellt werden konnte. Zwei Vorurtheile sind es hauptsächlich: erstlich, dass die jüngsten Entwickelungsstadien, die ersten Anlagen, das morphologische Verständniss allein oder doch in erster Reihe ermöglichen, und zweitens die Vorstellung, dass „mit dem ersten Auftreten der Blattanlage am Axenscheitel bereits die Trennung von Blatt und Stamm" stattgefunden hat, so dass von da an beide Organe für sich wachsen.

Es werden darum häufig über dem Aufsuchen der ersten Stadien die fortgeschritteneren Phasen und der fertige Zustand vernachlässigt, ohne zu bedenken, dass die ersten Anlagen oft erst durch die Verfolgung der ganzen Entwickelung verständlich werden, wenn auch wiederum vielfach der fertige Zustand ohne Einsichtnahme in die jüngeren Stadien zweifelhaft bleibt. So werden denn ohne Weiteres die Lücken am Scheitel unterhalb jüngster Blattanlagen für Internodien erklärt, ohne zu fragen, wo denn bei eingetretenem Contact der älteren Blätter die vermeintlichen Internodien hingekommen sind.

Ebenso irrig ist die ganz willkürliche Annahme, dass die Axe (als einheitliches Gebilde vorgestellt) und ihre eben angelegten Blätter für immer von einander abgesondert wachsen müssen. Daraus wird gefolgert, die im Contact befindlichen jungen Blätter müssten dadurch von einander entfernt werden, dass die Axe zwischen ihnen sich streckt. Wie dies möglich ist, bleibt entweder dahingestellt oder es muss die unfassbare Annahme aushelfen, dass eine blosse Linie, welche an der Axe die in Contact befindlichen Blattbasen trennt, in eine messbare, wachsende Zone übergehen könne.

Wer die Absurdität einer solchen Annahme einsieht, wer von den beiden angezeigten Vorurtheilen frei bleibt oder sich befreit, und wer die leicht zu beobachtende Streckung der Blattbasen im Contact befindlicher Blätter nicht (wie bei den Equiseten) sophistisch wegzudisputiren strebt, der wird keinen Augenblick zweifeln, dass die Internodien (wenigstens der bisher darauf untersuchten Fälle) von ursprünglichen Blattbasen berindet werden, d. h. dass Stengelglied und Blatt, im Sinne meiner Sprossgliedtheorie eine morphologische Einheit bildend, auch eine Zeit lang vereint wachsen.

Zur Entwickelungsgeschichte der Gattung Quercus.

Von

Wilh. Brenner.

Nachdem ich vor Kurzem in einer Arbeit[1]) die Beziehungen zwischen Klima und Blattform an Hand der Gattung Quercus untersucht habe, drängt es mich, die für die Entwickelungsgeschichte wichtigen Thatsachen, die sich daraus ergeben, kurz zusammenzufassen.

Es dürfte vielleicht auffallend erscheinen, dass ich mich überhaupt an eine solche Frage heranwage, ohne in der betreffenden Arbeit die fossilen Eichen erwähnt oder berücksichtigt zu haben. Dies hat aber seine bestimmten Gründe. Erstlich ist die Bestimmung der fossilen Blattreste, die ja nur in den allerseltensten Fällen durch Frucht- oder Blüthenfunde gestützt wird, oft eine so zweifelhafte, dass vorerst eine Sichtung der absolut sichern von den ungewissen Formen durchgeführt werden müsste. Worauf aber würde sich auch diese Sichtung stützen müssen? Offenbar auf die Merkmale unserer jetzt lebenden Eichen, also auf die Gestalt des Blattrandes, die relative Derbheit der Blattsubstanz und den Verlauf der Nervatur. Da ich nun aber gezeigt habe, wie unter dem Einfluss des Klimawechsels zunächst die Blattsubstanz, dann die Form und in letzter Linie auch die Nervatur verändert werden kann, so liegt es auf der Hand, warum ich an einer sicheren Bestimmung weit entlegener Vorfahren absolut zweifle. Ein und dieselbe Form kann durch Uebergehen in verschiedene Klimate zu ganz Verschiedenem werden, und bevor wir die äussersten Grenzen dieser Veränderlichkeit genau fixirt haben, wird jede Bestimmung fossiler Reste, sogar in Beziehung auf das Genus, etwas Problematisches behalten.

Suchen wir uns einmal die möglichen Veränderungen eines Eichenblattes bei einer Wanderung klar zu machen. Wir gehen von einem seicht gelappten Blatt mit craspedodromer Nervatur und weit auseinander stehenden Secundärnerven aus, also dem Typus eines nördlich-gemässigten Klimas mit geringer Transpirationsgrösse. Bei einem Uebergang in wärmere Gegenden, wo also bei gleicher Niederschlagsmenge die Transpiration gesteigert werden muss, wird die Blattsubstanz zwischen den Secundärnerven weiter hinein eine Unterbrechung er-

1) Flora 1902 H. 1 XC. Bd. pag. 114—160.

fahren müssen, weil die schwache Nervatur an diesen Stellen keinen Ueberschuss der Saftzufuhr über den Verdunstungsverlust zu liefern vermag. Es entsteht zunächst also ein tiefer gelapptes Blatt (vgl. Culturversuche und Sonnen- und Schattenblätter desselben Baumes). Gleichzeitig, jedoch langsamer, offenbar als Reaktion des Organismus gegen die Hemmungsbildung und Wirkung der gesteigerten Wärme, verändert sich nun aber die Nervatur, und zwar in der Weise, dass die vorher nur schwachen kleinen Secundäräste, welche zu den Buchten führten, erstarken und die Rolle selbständiger Aeste übernehmen (vgl. die Standortsunterschiede und Speciesverschiedenheiten unter verschiedenem Klima). Dadurch wird die tiefe Lappung rückgängig gemacht und wir erhalten wieder ein schwach gelapptes Blatt, jedoch mit zahlreicheren secundären Nerven. Gelangt das Blatt von hier aus in feuchte, noch wärmere Gebiete, so werden die Buchten vollständig verschwinden können, so dass ein ganzrandiges Blatt mit camptodromer Nervatur resultirt, ein Zustand, der vermöge der durch ihn gegebenen grösstmöglichen Ausnutzung des Raumes bei Aufwand einer bestimmten Stoffmenge offenbar einem stabilen Gleichgewicht entspricht, der also keine Reaction des Organismus hervorruft (trop.-asiat. Eichen).

Nun wandere dieses Blatt wieder rückwärts in kältere feuchte Gegenden, so wird zunächst die geringere Transpiration infolge der noch vorhandenen starken Nervatur, hauptsächlich an den Enden der Secundäräste, ein Auswachsen des Blattrandes durch Hypertrophie hervorrufen (gezähnte Formen der feuchten Mittelgebiete), die jedoch durch die infolge der geringeren Wärme allmählich schwächer werdende Aderung wieder rückgängig gemacht werden kann.

Die zweite Entwickelungsreihe ist folgende. Das schwach gelappte craspedodromnervige Blatt gelangt in südliche trockene Gebiete. Dadurch wird eine Lappung nicht nur zwischen den secundären, sondern auch zwischen den tertiären Nerven entstehen, wie wir dies z. B. an Quercus pubescens Willd. und lobata Née. sehen. Dementsprechend reagirt der Organismus nicht allein durch stärkere Ausbildung der bisher dünnen secundären Aeste, sondern auch der schwachen tertiären Verzweigungen, um dadurch nach genügend langer Anpassung zu dem ganzrandigen Blatt mit brochidodromer Nervatur zu führen (mexicanische Eichen). Gelangt das Blatt von hier aus in feuchtere Gegenden, so werden infolge Hypertrophie die tertiären und secundären Aeste auswachsen und entweder nur das stachelspitzige oder bei genügender Herabsetzung der Transpiration durch gleichzeitige Abnahme der Wärme das fadenlappige Blatt erzeugen, dessen Rand ja eben nicht nur in

der Richtung der secundären, sondern auch der tertiären Aeste zu spitzen Lappen ausgezogen ist (vgl. Culturversuche von Qu. suber, Sonnen- und Schattenblätter der trockenen Mittelgebiete und Auftreten und Verbreitung der fadenlappigen Form in Amerika).

Die letztere Form wird sich jedoch nur kurze Zeit erhalten und durch allmähliche Reduction der Nervatur durch die geringere Wärme wieder seine Modellierung verlieren.

Wir könnten die Factoren der Veränderungen noch weitere Combinationen eingehen lassen, stets werden wir, vom selben Blatt ausgehend, je nach der Reihenfolge derselben zu ganz verschiedenen Resultaten gelangen können. Der Hauptgrund dieser Erscheinung ist offenbar der Umstand, dass der Verlauf des Blattrandes ein sehr rasch sich änderndes, bei gleich bleibender Nervation lediglich von den Transpirationsbedingungen abhängiges Merkmal ist, während die Aenderung der Nervatur nicht gleichzeitig, sondern erst allmählich und unter Einfluss der nicht vollkommen mit der Transpirationsänderung parallel gehenden Temperaturverschiebung stattfindet, dafür aber auch viel länger sich erhält. Statt einer thatsächlichen Wanderung der Pflanzen in nördlicher oder südlicher Richtung können wir auch an Ort und Stelle das Klima sich ändern lassen und werden auch so dieselben Erscheinungen beobachten.

Aus diesen Ueberlegungen ergibt sich nun, um eine auffallende Thatsache herauszugreifen, dass die tiefgelappten und tief fadenlappigen Formen unbeständig sind und daher erst vor relativ kurzer Zeit entstanden sein können. Hier haben wir nun offenbar das Recht, uns in den fossilen Ueberlieferungen darnach umzusehen, und was finden wir? Beide Formen sind, soviel ich in der Litteratur beobachten konnte, in älteren Schichten vollständig unbekannt. Alle fossilen Eichen, vom Pliocaen an abwärts, zeichnen sich aus durch ganzrandige oder schwach gezähnte Formen, nur im hohen Norden werden seicht gelappte Blätter häufiger. Von Blättern wie Qu. pubescens Willd., conferta Kit., rubra L., coccinea Wangh. keine Spur; denn auch die Qu. Sagoriana Ett. aus Sagor[1] (Mioc.) und Qu. gigantum Ett. aus Tokay[2] (etwas älter), sofern sie überhaupt zu Quercus gehören, gleichen keiner dieser Formen, einzig Qu. pseudocastanea[3]) aus Alaska erinnert in einigen

---

1) C. v. Ettingshausen, Die fossile Flora von Sagor in Krain. Sitzber. d. Ak. d. W. 13. Apr. 1871.

2) C. v. Ettingshausen, Beitr. z. Kenntniss der fossilen Flora v. Tokay. Sitzber. d. Ak. d. W. IX. B. 1853.

3) O. Heer, Flora arctica. III. Bd. Zürich 1868.

Formen etwas an Qu. Toza Bosc., während sie gewöhnlich auch nur die schwache Lappung von Lusitanica Webb. oder Michauxii Nutt. zeigt. Da zudem die meist tiefer und spitzer gelappte Qu. sessiliflora Sm. erst im Diluvium erscheint, dürfen wir annehmen, dass diese tief gelappten Formen erst infolge der Zurückdrängung nach Süden durch das Eis entstanden und nach Zurückweichen desselben die wärmeren Gegenden der nördlichen Gebiete eingenommen haben, während die kälteren oder feuchteren durch einen Nachschub der unverändert gebliebenen Stammart wohl aus dem Osten wieder bevölkert wurden. Als die am weitesten nach Süden gedrängten und daher am meisten veränderten Formen wären die durch west-östliche Spaltung etwas von einander verschieden gewordenen Qu. Toza Bosc. und conferta Kit. anzuführen, als zweite Umänderung der Stammform erschiene Qu. pubescens Willd. und als dritte Qu. sessiliflora Sm., die daher auch, wo sie zusammen in einer Gegend vorkommen, die erste sehr warme, die zweite warme Standorte bevorzugen und die feuchten Niederungen Qu. pedunculata Ehrh. überlassen.

In Amerika entspräche diesen Arten hauptsächlich Qu. lobata Née. in Californien. Da das Land im neuen Erdtheil jedoch nach S. hin offen ist, konnte sich die nach Süden getriebene Urform in Concurrenz mit den bisherigen Bewohnern hier nicht erhalten (sondern nur unter dem Schutze des Gebirgswalles im Westen), und die Einwanderung nach Zurückweichen des Eises erfolgte daher auch rasch von dieser Seite, so dass die brochidodromnervigen mexicanischen Formen so zu den nordamerikanischen fadenlappigen Rubra-Formen wurden.

Eine andere Bestätigung meiner Theorie liefern die mexicanischen Eichen. Soweit dieselben bis jetzt bekannt sind, zeigen sie uns ein ausserordentlich mannigfaltiges Bild der Blattformen, vom ganzrandigen Typus aus bis zum stachelspitzigen, gezähnten, fadenlappigen und sogar schwach gelappten Blatt, stets aber verbunden mit deutlich brochidodromer Nervatur. Es wäre entschieden verfehlt, wenn man darum die entsprechenden Stammformen in den ähnlichsten Blättern anderer Gegenden, z. B. für Castanea Née. in gewissen Formen von Cerris L., für excelsa Liebm. etwa in pontica C. Koch, für segoviensis Liebm. in crispula Bl. suchen wollte. Das verbietet schon die Betrachtung ihrer Früchte, die absolut keine näheren Bezeichnungen zu diesen Eichen haben. Wir sehen hier vielmehr, wie offenbar von einer einzigen Stammgruppe aus nur infolge des Klimas die Blattform

alle möglichen Gestaltungen annehmen kann. Suchen wir uns nämlich das Klima von Centralamerika zu vergegenwärtigen, so finden wir, dass nicht nur die pacifische und atlantische Seite in Bezug auf Regenmenge an verschiedenen Punkten ausserordentlich differiren, sondern dieser Unterschied der Landestheile noch bedeutend gesteigert wird durch die eigenartige Gebirgsformation, die auf jeder ihrer Hochflächen ein eigenes Klima erzeugt. Wir haben es hier also offenbar mit localen Abzweigungen eines Stammes zu thun, die gerade durch das isolirte und scharf umgrenzte Vorkommen klimatischer Gegensätze Gelegenheit hatten, sich auszuprägen und neben einander zur Ausbildung zu gelangen. Eine wegen der mangelhaften und oft schwer zu controlirenden Standortsangaben allerdings nur unvollständige Vergleichung der Formen und ihrer Wohngebiete zeigte mir denn auch, dass die ganzrandigen Formen hauptsächlich die trockenen Hochflächen, die schwach fadenlappigen Arten dagegen den pacifischen und namentlich den atlantischen Gebirgsabhang bewohnen.

Ist diese Theorie richtig, so ergibt sich für die Phytopalaeontologie die vollständig umgestaltende Auffassung, dass die formenähnlichsten Blätter der Vorzeit nicht von vornherein als Stammformen jetzt lebender Arten anzusehen sind, um so weniger, je älter sie sind; dass das haltloseste Argument die Form des Blattrandes, ein etwas zuverlässigeres die Art der Nervatur und das sicherste die Art des Ansatzes der Secundärnerven am primären Ast liefert. In Beziehung auf die Vererbungsfrage ergäbe sich, dass nicht der direct hemmende oder fördernde Einfluss des Klimas es ist, der auch nach Verschwinden der klimatischen Aenderung erblich bliebe (eine Auffassung, gegen die man in der That mit Weismann das Widersinnige einer Vererbung der abgeschnittenen Schwänze von Ratten anführen könnte), sondern die selbstthätige Reaction des Organismus gegen diese Veränderung, die Stärkung resp. Schwächung der Nervatur, die erst allmählich zur Wirkung gelangt, sich viel fester setzt und daher auch nachträglich erhält.

Morphologische und biologische Bemerkungen.

Von

K. Goebel.

12. Die verschiedene Ausbildung der Fruchtkörper von Stereum hirsutum.

Mit 2 Textfiguren.

In seiner Besprechung der allgemeinen Gestaltung der Pflanzen führt Herbert Spencer[1]) auch die Fruchtkörper einiger Pilze als Beispiele für den Satz an, dass die radiäre Ausbildung Hand in Hand gehe damit, dass die äusseren Bedingungen ringsum dieselben seien, dorsiventrale Ausbildung aber mit einer ungleichen Beeinflussung der verschiedenen Seiten in Beziehung stehe. Erläutert wird dies durch folgende Beispiele. Wenn die „Hüte" von Agaricus noli tangere in Gruppen wachsen, seien nur die central gelegenen radiär, die äusseren theilweise dorsiventral („bilateral-symmetrisch") ausgebildet. Aus der Abbildung (Fig. 195 a. a. O.) geht nicht recht hervor, ob der Verf. bei den aussen stehenden Fruchtkörpern nur die Krümmung des Stieles im Auge hat, oder ob er eine ungleichseitige Ausbildung des Hutes annimmt. Eine solche wird geschildert von Lentiscus flabelliformis. An den aus Baumstämmen hervorwachsenden, kurzgestielten Fruchtkörpern ist der Hut durch die Krümmung des Stieles horizontal gestellt, die dem Stamm zugekehrte Seite des Hutes aber ist viel schwächer entwickelt als die dem Baumstamm abgekehrte. Der Hut ist also dem Stiele excentrisch eingefügt. Spencer führt dies Beispiel als eines von denen an, bei denen die Dorsiventralität nicht eine jeweils durch äussere Umstände veranlasste, sondern eine „Rassen"eigenthümlichkeit, d. h. also erbliche sei.

Ein besonders lehrreiches Beispiel für die Abhängigkeit der Fruchtkörperform von der Lage derselben bietet nun Stereum hirsutum. Ohne Zweifel sind die verschiedenen Formen derselben früher schon beschrieben worden; dass die Verschiedenheit indes auch in den Handbüchern der Mykologie nicht näher besprochen wird, zeigt z. B. die Bemerkung de Barys, welcher bei Besprechung der Entwickelung der Fruchtkörper nur sagt[2]): „Die Fruchtträger von Stereum hirsu-

1) Principles of biology Vol. II (revised and enlarged edition) pag. 138.

2) Vergleichende Morphologie der Pilze etc., 1884, pag. 59.

tum, welche als halbirte, stiellose, seitlich angewachsene Hüte bezeichnet werden, stellen in der Regel unregelmässig rundliche, flache Scheiben dar, deren grösserer Theil von dem Substrate rechtwinkelig absteht, während der andere oft sehr kleine Theil letzterem fest angewachsen ist." . . .

Die von de Bary erwähnte Gestaltung des Fruchtkörpers ist allerdings die häufigste, indes nicht die primitivste.

Ein vermodernder Stamm von Alnus glutinosa, der horizontal auf dem feuchten Waldboden bei Ambach lag, war mit zahlreichen Stereum-Fruchtkörpern bedeckt. Die auf der oberen[1]) und unteren Seite des Stammes (letzterer lag dem Boden nicht fest auf) wachsenden Fruchtkörper nun waren auffallend von einander verschieden, so sehr, dass man sie, wenn nicht Uebergangsformen vorhanden wären, sicher für nicht zusammengehörig halten würde. Die auf der Ober- und Unterseite wachsenden Fruchtkörper sind nämlich radiär, sie sind dem Baumstamm angedrückt und kehren das Hymenium entweder nach oben oder nach unten; die auf den Seitentheilen des Baumstammes entspringenden stehen horizontal von dem Substrat ab, kehren das Hymenium stets nach unten und sind ausgesprochen dorsiventral, indem die dem Baumstamm zugekehrte Seite der Fruchtkörper mehr oder minder im Wachsthum zurückbleibt.

In Fig. 1 I ist ein radiärer Fruchtkörper dargestellt.[2]) Der radiäre Bau tritt hier deshalb besonders deutlich hervor, weil der Fruchtkörper concentrisch angeordnete Zonen aufweist, deren Mittelpunkt annähernd mit dem Mittelpunkt der Scheibe zusammenfällt. Bei den seitlich entspringenden Fruchtkörpern (Fig. 1 III) ist zwar auch noch ein concentrischer Bau angedeutet, aber es liegt der Zonenmittelpunkt nahe an der Anheftungsstelle, der dem Baumstamm zugewendete Theil der Scheibe ist im Wachsthum sehr frühe zurückgeblieben und so sehr viel kleiner als die anderen. Der Fruchtkörper bietet ein ähnliches Bild dar, wie ein optischer Durchschnitt durch ein excentrisch geschichtetes Stärkekorn. In Fig. 1 III sind übrigens drei Frucht-

---

1) An einem anderen Stammstück waren Fruchtkörper nur auf der Unterseite entwickelt, die ja auch die feuchtere ist. Man könnte, nach einer Angabe Schulzers von Müggenburg (erwähnt in Organographie pag. 232) über Polyporeen vermuthen, dass der ersterwähnte Stamm eine Drehung um 180° erfahren habe, indes spricht dagegen das Verhalten der auf seinen Flanken inserirten Fruchtkörper.

2) Bei den dem Substrat anliegenden Fruchtkörpern dienen die Hyphen, die bei den abstehenden die „Behaarung" der Oberfläche bilden, zur Anheftung (und Ernährung).

körper mit einander verwachsen, sie haben nach aussen hin Zonen, die über alle drei gemeinsam verlaufen, ähnlich wie dies bei „halb zusammengesetzten“ Stärkekörnern der Fall ist. Bei manchen ist auch der dem Baumstamm benachbarte Theil des Fruchtkörpers schmäler, als der weiter aussen liegende, und so eine Art Stielbildung angedeutet, wie sie bei anderen Stereum-Arten in ausgesprochener Weise vorkommt.

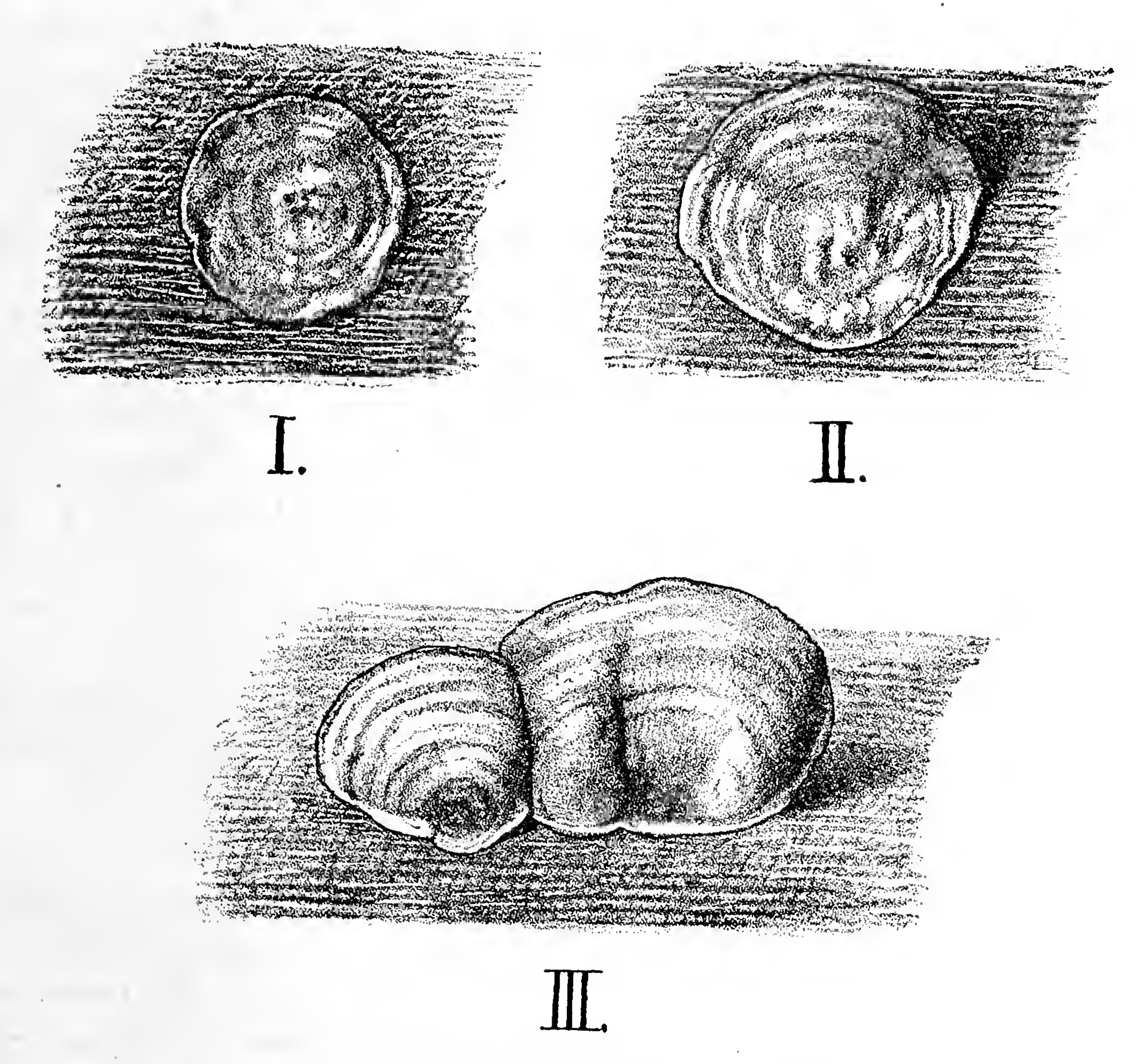


Fig. 1. Fruchtkörper von Stereum hirsutum. I auf der Unterseite eines todten Erlenstammes gewachsen, radiär ausgebildet; (Oberansicht) II (von unten gesehen) nahe der Flanke des Stammes, der obere Theil des Fruchtkörpers hat sich vom Substrat abgehoben und wächst stärker, der Fruchtkörper ist deshalb schon excentrisch; III drei mit einander verwachsene Fruchtkörper von der Flanke des Erlenstammes, schief von unten gesehen; sie sind ganz dorsiventral.

Eine Uebergangsform zwischen radiärer und dorsiventraler Ausbildung zeigt Fig. 1 II. Hier steht der obere Theil des Fruchtkörpers vom Substrat ab; er wächst stärker als der untere.

Als gemeinsamen Ausgangspunkt der verschiedenen Fruchtkörperformen können wir also offenbar eine concentrische Scheibe mit einem

dem Substrat abgewendeten Hymenium betrachten (vgl. Fig. 2). Ist diese so orientirt, dass sie sich plagiotrop orientiren kann, so dreht sich die Unterseite, so dass sie nach oben gerichtet ist. Ob dabei (wie dies wahrscheinlich ist) der Transversalgeotropismus vornehmlich in Betracht kommt, oder auch das Licht, muss ich ebenso wie Sachs[1]) dahingestellt sein lassen. Dieser Forscher erwähnt Telephoren, welche auf einer Holzwalze gewachsen waren. Die auf der Oberseite liegenden hatten aber kein Hymenium entwickelt, ein solches trat nur auf der freien Unterseite der horizontal abstehenden Hüte auf. Die Beeinflussung der Gestalt des Fruchtkörpers durch die Lage trat hier also viel weniger auffallend hervor, als bei dem oben beschriebenen Stereum.

Es wäre nun von besonderem Interesse zu ermitteln, welche Factoren es sind, welche für die einseitige Ausbildung in Betracht kommen. Man kann an Verschiedenes denken. Wenn die Fruchtkörper transversal-geotropisch sind, könnte bei seitlicher Lage der innere Rand eine mechanische Wachsthumshemmung erfahren. Ferner könnte die Feuchtigkeit des Substrats in Betracht kommen; der weniger constant befeuchtete Theil, d. h. also der abstehende, wäre dann im Wachsthum der geförderte, oder es handelt sich um eine Lichtwirkung. Schliesslich könnte man auch an eine besondere Form von Reizbarkeit denken, die sich darin ausspricht, dass die dem Substrat abgekehrte Seite die stärker wachsende wird.

Eine Entscheidung darüber kann natürlich nur das Experiment geben. Dieses aber bietet bei so langsam wachsenden Gebilden, wie derartige Fruchtkörper es sind, nicht gerade sehr viel Aussicht auf Gelingen. Es sei deshalb gestattet, zunächst wenigstens eine Vermuthung zu äussern.

Dass es sich um eine mechanische Wachsthumshemmung nicht handeln kann, scheint mir durch Beobachtung der an verschiedenen Stellen des Baumstamms wachsenden Fruchtkörper nachgewiesen zu sein. Man findet nämlich die freie Seite gefördert auch da, wo die nicht freie sich ungestört ausbreiten könnte. Am wahrscheinlichsten scheint mir zunächst — da man an eine „Morphästhesie“ dem Substrat gegenüber ohne zwingende Gründe wohl nicht wird denken wollen —, dass es sich um eine Förderung des Fruchtkörperwachsthums durch das Licht handelt; wir wissen ja, dass das Wachsthum mancher Hymenomycetenfruchtkörper durch das Licht tiefgreifend beeinflusst wird, und dass bei manchen Agaracinen der Hut nur dann angelegt wird, wenn Licht

1) Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arbeiten aus dem bot. Institut in Würzburg, 2. Bd. pag. 252.

in bestimmter Intensität vorhanden ist. Es stimmt diese Annahme auch zu dem Verhalten der oben aus Spencer angeführten Agaricinen, und wenn sie richtig ist, würde ein ähnlicher Fall vorliegen, wie ich ihn für Moose erwähnt habe. Bei zweizeilig verzweigten, auf Baumstämmen wachsenden Moosen unterbleibt, wenn ausnahmsweise eine der bei der zur Astbildung bestimmten Seite dem Substrat dicht anliegt, auf dieser die Astbildung, bei zweireihig beblätterten Lebermoosen die normale Ausbildung der einen Blattreihe (vgl. Organographie pag. 302). Bei diesen Moosen wurde die „Einseitigkeit" der Vegetationsorgane deshalb a. a. O. auf Lichtmangel zurückgeführt, weil bei Hypnum splendens die im Finstern austreibenden Innovationssprosse ihre Seitenäste nicht entwickeln (a. a. O. pag. 218), also bei einseitigem Lichtmangel auch einseitige Astausbildung zu erwarten ist, und weil die Blätter etiolirter Jungermannieen gleichfalls rudimentär bleiben (a. a. O. Fig. 120), so dass bei einem mit der einen blattbildenden Flanke dem Substrat dicht angedrückten Stämmchen gleichfalls das Rudimentärbleiben der Blätter auf dieser Seite dem Lichtmangel zugeschrieben werden darf.

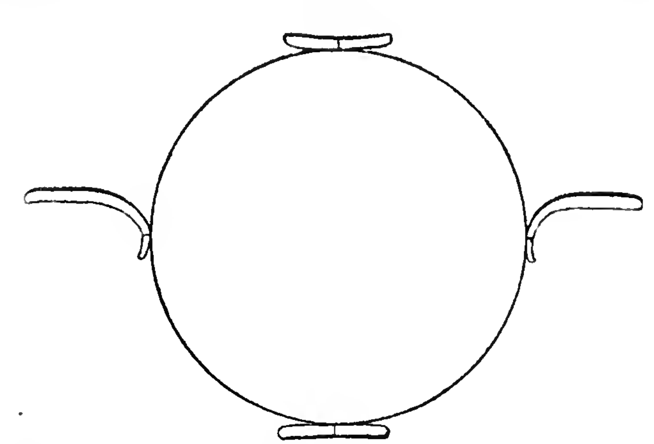


Fig. 2. Schema für die Ausbildung der Fruchtkörper von Stereum hirsutum auf der Oberseite, Unterseite und den Flanken eines Baumstamms. Das Centrum der Fruchtkörper ist durch einen Strich angedeutet, das Hymenium liegt bei den flankenständigen und dem auf der Unterseite befindlichen Fruchtkörper nach unten, bei dem auf der Oberseite befindlichen nach oben.

Bei Stereum scheint mir für die Annahme, dass die stärker beleuchtete Seite die geförderte ist, auch die Thatsache zu sprechen, dass bei den auf der Oberseite befindlichen Fruchtkörpern auf einem Baumstamm, der an einem Waldweg lag, die dem Weg zugekehrte, also besser beleuchtete Seite vielfach stärker gewachsen war als die im Schatten der Bäume befindliche; auch bei dicht über einander wachsenden Fruchtkörpern schien die von anderen Fruchtkörpern beschattete Seite in einigen Fällen im Wachsthum zurückzubleiben. Und wenn die auf den Flanken stehenden Fruchtkörper sich transversal stellen, ist selbstverständlich die dem Baumstamm anliegende Seite die beschattete. Analoge Erscheinungen lassen sich bei Polyporeen beobachten, z. B. bei Polyporus versicolor. Wir sehen also bei derartigen Fruchtkörpern einerseits, wie sie — teleologisch gesprochen — das „Bestreben" haben, über das Substrat herauszukommen, was na-

türlich die Sporenaussaat begünstigt, andererseits eine ungemein deutliche Beeinflussung der Gestalt der Fruchtkörper durch ihre Lage, während bei anderen einseitigen Pilzfruchtkörpern eine directe Beeinflussung nicht mehr wahrnehmbar ist. Das ist ein Verhalten, das sich, wie früher ausgeführt,[1]) auch sonst vielfach vorfindet. Das Interesse, welches derartige Fälle für die allgemeine Auffassung der Abhängigkeit der Gestaltung von äusseren Factoren bieten, mag die Veröffentlichung dieser Notiz entschuldigen, obwohl dieselbe an dem Mangel einer experimentellen Entscheidung der angeregten Frage leidet. Vielleicht lässt sich die Lücke später ausfüllen.

Ambach, Ostern 1902.

Litteratur.

Molisch, H., Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen. Mit 33 Holzschnitten im Text. Jena, G. Fischer. 1901.

Molisch hat sich durch die monographische Bearbeitung der Milch- und Schleimsäfte der Pflanzen unstreitbar ein grosses Verdienst erworben. Die bisher über diesen Gegenstand verbreiteten Anschauungen werden von ihm in mannigfaltiger Beziehung berichtigt, ergänzt und erweitert. Besonders war es eine glückliche Idee, den Milchsaft nicht allein, wie bisher meistens geschehen, in seiner Zusammensetzung aus chemisch differenten Substanzen zu studiren, sondern den Inhalt der Milchsaftbehälter gewissermassen als einen lebenden Bestandtheil des Pflanzenleibes eingehender Untersuchung zu unterwerfen und damit die Schaffung einer sicheren Grundlage anzubahnen für die Erklärung der physiologischen Bedeutung, welche den Milchsäften im Leben der Pflanzen zukommt. Die Milchsaftbehälter sind Zellgebilde mit einem wandständigen Protoplasma, in welchem zahlreiche Zellkerne von bisweilen seltsamer Ausbildung eingebettet sind, in welchem ausserdem andere geformte Elemente des lebenden Zellleibes, Leukoplasten und leukoplastenartige Bildner von Fett und Eiweisskörpern, Eläoplasten und Vacuolen mit ihren Einschlüssen in grosser Zahl angetroffen werden. Der eigentliche Milchsaft, der bei Verletzungen aus der Wunde strömt, ist nichts anderes als der dem Zellsaft homologe Vacuoleninhalt des vielkernigen Zellgebildes, nicht aber, wie Berthold annahm, ein eigenthümlich metamorphosirter, leichtflüssiger Plasmakörper. Selbstverständlich nehmen die Mittheilungen über die chemische Zusammensetzung und die physikalischen Eigenschaften dieses Milchsaftes in Molisch's Werk einen breiten Raum ein. Der Verf. stützt sich bei diesen Mittheilungen auf eingehende Untersuchungen, für die ihm zum Theil seine Tropenreise das Material lieferte. Er findet dabei Gelegenheit, auch die ältere Litteratur kritischer Beleuchtung zu unterziehen. So weist er z. B. De Bary's Ansicht ab, dass die gerbstoffreichen Milchsaftschläuche der Aroideen und Musaceen in ihrer physiologischen Bedeutung den Gerbstoffschläuchen an die Seite zu stellen seien, während die gerbstoffarmen oder gerbstofffreien zu den Siebröhren in nächster Beziehung stehen. Auch Raciborski's Hypothese über die Bedeutung des Leptomins als

---

1) Organographie und anderwärts.

Vehikel des Sauerstoffes bei der Athmung erklärt er auf Grund seiner Beobachtungen für zu weit gehend und nicht genügend gestützt. Bezüglich der physikalischen Beschaffenheit des Milchsaftes betont Molisch, dass vielleicht die oft ausserordentlich feine Vertheilung und die daraus resultirende ungeheure Oberfläche der Milchsaftkügelchen bei der physiologischen Leistung des Milchsaftes eine wichtige Rolle spielen könne; er meint, dass dadurch die Absorption von Gasen, chemische Reactionen und andere Stoffwechselvorgänge begünstig werden können, ähnlich wie die colloidalen Lösungen gewisser Metalle durch blosse Contactwirkung sich wie Fermente verhalten. Die weitere Ausführung dieses Gedankens wie überhaupt die Discussion der physiologischen Bedeutung des Milchsaftes bleibt einer weiteren Arbeit vorbehalten.

Der zweite weniger umfangreiche Theil des Werkes beschäftigt sich mit dem Schleimsaft in den von Hanstein bei Monokotylen nachgewiesenen Schleimröhren. Auch hier werden zunächst die lebenden Inhaltsbestandtheile, Plasma und Zellkern, der Betrachtung unterzogen, wobei auch die aus einer früheren Arbeit des Verf. bekannten eigenthümlichen Fadenknäuelkerne von Lykoris radiata besprochen und abgebildet werden. In den Mittheilungen über die Chemie des Schleimsaftes berichtet Molisch u. a. über einen aus dem ausfliessenden Schleimsaft in Sphäriten oder Aggregaten von Nadeln auskrystallisirenden Körper, der mit verdünnter Kalilauge behandelt unter dem Deckglase in verworrenen, pilzmycelartigen, gelben Fäden ausgeschieden wird. Er wies diesen Körper, den er als Luteofilin bezeichnet, durch die „Filzreaction“ bei einer Reihe von Amaryllideen, Liliaceen, Commelinaceen, Gramineen, Lobeliaceen in wechselnder Menge nach. Den neuen Körper in grösserer Menge rein darzustellen und seine chemische Natur zu bestimmen, gelang bisher nicht. Molisch ist der Ansicht, dass der Schleimsaft der Schlauchgefässe eine vielseitige Rolle im Leben der Pflanzen spielt, dass die Schläuche als Leitbahnen für organische Substanzen, als Wasserspeicher, als Reservestoffbehälter, als Schutzeinrichtungen gegen Thierfrass in Betracht kommen können. Die experimentelle Begründung dieser Annahme darf wohl wie der Nachweis der physiologischen Bedeutung des Milchsaftes von einer späteren Arbeit des Verf. erwartet werden.

Giesenhagen.

Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze. Von **Dr. W. Pfeffer,** o. ö. Professor an der Universität Leipzig. Zweite völlig umgearbeitete Auflage. Zweiter Band. Kraftwechsel. 1. Hälfte (Bg. 1—22). Mit 31 Abbildungen in Holzschnitt. Leipzig, Verlag von Wilh. Engelmann. Preis 11 Mk.

Von dem zweiten Bande des Pfeffer'schen „standard-work“ erschien zunächst die erste Hälfte. Sie enthält in 10 Kapiteln „die Wachsthumsbewegung, Mechanik des Wachsens, Wachsthum und Zellvermehrung, Elasticitäts- und Cohäsionsverhältnisse des Pflanzenkörpers, Gewebespannung, die Beeinflussung der Wachthumsthätigkeit durch die Aussenbedingungen, die inneren Ursachen der specifischen Gestaltung, Variation und Erblichkeit, die Rhytmik der Vegetationsprocesse, Widerstandsfähigkeit gegen extreme Einflüsse“. Aus dem ungeheuren Material, das hier verarbeitet ist, Einzelnes hervorzuheben oder einzelnen Auffassungen gegenüber einen abweichenden Standpunkt zu vertheidigen, müsste bei der Gesammtbedeutung des Werkes kleinlich erscheinen. Es wird wohl kaum

einen anderen Zweig der Naturwissenschaften geben, der ein Werk besitzt, in welchem, wie in der Pfeffer'schen Physiologie, ein so grosses Material in so allseitig und tief durchdachter Weise verarbeitet ist. Nicht nur die Botaniker, sondern alle Biologen müssen dem Verfasser für diese Leistung ersten Ranges dankbar sein. K. G.

Jahresbericht über die Fortschritte der Lehre von den Gährungsorganismen. Herausgeg. von Prof. **Dr. Alfred Koch.** Zehnter Jahrgang 1899. Leipzig, Verlag von S. Hirzel. 1901. Preis 12 Mk.

Mit Befriedigung kann der Herausgeber des „Jahresberichtes" in dem Vorwort zum jetzt vorliegenden zehnten Bande auf das erste Decennium seines Unternehmens zurückblicken. Der Erfolg hat gezeigt, dass dieser Jahresbericht einem Bedürfniss entsprach; haben doch die „Gährungsorganismen" eine wichtige Bedeutung nicht nur für die allgemeine Physiologie, sondern auch für Landwirthschaft und Technik. Die Referate des Koch'schen Jahresberichts zeichnen sich dadurch aus, dass sie von Sachverständigen bearbeitet sind, welche das Wesentliche der referirten Abhandlungen kurz und klar wiedergeben — was man nicht von allen anderen Jahresberichten sagen kann.

Recueil de l'institut botanique (université de Bruxelles) publié par **L. Errera.** Tome V. Avec huit figures dans le texte et neuf planches. Bruxelles, Henri Lamertin, éditeur-libraire.

Der Gründer und Leiter des botanischen Instituts der Universität Brüssel hat sich entschlossen, die in diesem Institut (theilweise auch anderwärts) entstandenen Arbeiten, die in verschiedenen Zeitschriften zerstreut waren, zu sammeln. Der vorliegende stattliche Band (dem I—IV später folgen sollen) enthält folgende Arbeiten: Clautriau, Nature et signification des alcaloïdes végétaux; derselbe, La digestion dans les urnes de Nepenthes; E. Vanderlinden, Recherches microchimiques sur la présence des alcaloïdes et des glycosides dans la famille des Renonculacées; J. Massart, Recherches sur les organismes inférieurs (IV); L. Errera, La myriotonie comme unité dans les mesures osmotiques; Fr. Van Rysselberghe, Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme vivant pour l'eau et les substances dissoutes; J. Massart, Recherches sur les organismes inférieurs, V. Sur le protoplasme des Schizophytes; J. Starke, De la prétendue existence de solanine dans les graines de Tabac; J. Massart, Essai de classification des réflexes non nerveux; L. Errera, sur une bactérie de grandes dimensions: Spirillum colossus. — Die vorliegende Sammlung ist um so erwünschter, als manche der Arbeiten in nicht ganz leicht zugänglichen Zeitschriften (Akademieberichten u. s. w.) erschienen waren.

Vegetationsbilder aus Deutschostafrika. Nach 64 photographischen Aufnahmen von **Walther Götze** zusammengestellt und besprochen von **A. Engler.** Leipzig, Verlag von Wilh. Engelmann. Preis 25 Mk.

Die von Engler herausgegebenen schönen und instructiven Photographieen rühren von W. Götze her, der, zu naturwissenschaftlichen, speciell botanischen Studien in das im Norden des Nyassasees gelegene Gebirgsland entsandt, leider dem afrikanischen Klima zum Opfer fiel. Es ist erfreulich, dass es gelang, auf Grund der Resultate seiner Sammlungen in der vorliegenden Veröffentlichung

einem grösseren Kreise in Wort und Bild die pflanzengeographischen Verhältnisse eines Theiles von Ostafrika zu schildern.

Ueber Erklärung in der Biologie. Rede von **G. Haberlandt.** 2. Aufl. Haag, Leuschner u. Lubensky 1901. (Preis 0,60 Mk.)

Der Inhalt einer Rede, die naturgemäss eine Reihe von wichtigen Problemen mehr streifen als eingehend erörtern kann, lässt sich nicht kurz skizziren. Es sei deshalb nur erwähnt, dass Haberlandt in bekannter klarer und schöner Darstellung darauf hinweist, dass „Erklären" in der Biologie das Bestreben sei, Zusammenhänge aufzudecken. Er erwähnt, wie die idealistische Morphologie, die Entwickelungsgeschichte, der Darwinismus u. a. diese Zusammenhänge darzulegen gesucht haben und wendet sich scharf gegen den Neovitalismus, speciell die „Entwickelungsintelligenz" und die Annahme „intelligenter Kräfte". Darin werden ihm viele beistimmen. Wenn der Verf. Schwendener's „Mechanische Theorie der Blattstellungen" als ein mit zwingender Consequenz durchgearbeitetes Vorbild für die Richtung causaler Forschung, welche als Entwickelungsmechanik in letzter Instanz nach den physikalisch-chemischen Ursachen der organischen Formen frage, bezeichnet, so geht aus dem Zusammenhang nicht recht hervor, ob er dabei das Hauptgewicht auf das Fragen legte; ist das der Fall, so wird man ihm wohl auch hierin beistimmen. Die Antwort auf die Frage wird aber auch hier lauten, dass „auf dem Gebiete der mechanischen Erklärung der Lebenserscheinungen bisher nur spärliche und isolirte Ergebnisse zu erzielen waren" (a. a. O. pag. 13).

Spermatogenesis and fecondation of Zamia by **Herbert J. Webber** (U. S. department of agriculture, Bureau of plant industry) Bulletin Nr. 2, Washington 1901.

Die vorliegende Arbeit gibt in ausführlicher, auf wiederholte Untersuchungen gegründeter Darstellung die Resultate, die der Verf. früher schon in einer bekannten Abhandlung kurz mitgetheilt hatte. Es sei hier nur Weniges daraus erwähnt. Die Zamia-Art, um die es sich dabei handelt, ist nicht (wie früher angenommen) die westindische Z. integrifolia, vielmehr wachsen in Florida zwei Arten, Z. floridana DC. und Z. pumila L. Die Bestäubung erfolgt durch den Wind, indes wird auch hier (wie dies von manchen Coniferen bekannt ist) ein schleimiger Tropfen von der Mikropyle ausgesondert, der den Transport der Makrosporen zum Nucellus besorgt. Bei der Mikrosporenkeimung treten eigenthümliche Verschiebungen der Prothalliumzellen auf, im Uebrigen stimmt die Keimung mit der für Coniferen durch Belajeff und Strasburger bekannt gewordenen überein. Die ganze Spermatozoidmutterzelle wird zum Spermatozoid umgebildet; Verf. meint, dies sei eine Abweichung von dem sonst für die Bildung pflanzlicher Spermatozoen bekannten Vorgang, wobei eine Differenzirung des Spermatozoids innerhalb einer Mutterzelle stattfinde. Indes hat Bruchmann für Lycopodium gleichfalls dasselbe angegeben. Die Spermatozoiden von Zamia sind sehr gross; sie können (ebenso wie die Eizellen) mit blossem Auge gesehen werden. Eingehend schildert Verf. die Entstehung des Blepharoblasts, er findet, dass die Blepharoblasten von den Centrosomen verschieden sind. Zahlreiche instructive Abbildungen erläutern die interessante Abhandlung.

Bulletin de l'herbier de l'institut botanique de Bucarest, publié et dirigé par Mr. **Michel C. Vladesco.** Nr. 1. September-December 1901. Bukarest 1901.

Botanische Beobachtungen aus Spitzbergen. Von **Thorild Wulff.** Lund 1902. E. Malmströms Buchdruckerei.

In dem mit vier Tafeln versehenen kleinen Buche theilt der Verf. in vier Abschnitten Beobachtungen mit, die er als Botaniker der schwedisch-russischen Gradmessungscommission nach Spitzbergen zu machen Gelegenheit hatte. Der erste Abschnitt handelt über die Transpiration der arktischen Gewächse (erwähnt sei, dass Verf. eine ziemlich beschränkte Regulationsfähigkeit fand, die arktischen Gewächse sind auf die kälteren Mitteltemperaturen „abgestimmt") Betreffs der Bedeutung der Mykorrhizenbildung schliesst sich Verf. an Stahl an. Der zweite Abschnitt behandelt das Vorkommen von Anthocyan bei arktischen Gewächsen. Die Anthocyanbildung ist hier eine kräftige und weit verbreitete und ist (übereinstimmend mit Overton's Untersuchungen) verbunden mit reichlicher Zuckerproduktion; an reichlich gedüngten Exemplaren unterbleibt die Anthocyanbildung. Es wäre (nach des Ref. Ansicht) eine dankenswerthe Aufgabe, zu untersuchen, ob dies darauf zurückzuführen ist, dass bei reichlicher Darbietung von N und Aschenbestandtheilen der Zucker rascher verarbeitet wird. Abschnitt III (der Polygonboden) und IV (floristische Notizen) haben hauptsächlich pflanzengeographisches Interesse.

Monographie der Gattung Alectorolophus. Von **Dr. J. v. Sterneck.** Mit 3 Karten und einem Stammbaume. Wien, Alfred Hölder. Preis 5 Mk. 60 Pfg.

Der Inhalt dieser sorgfältigen Monographie gliedert sich in neun Abschnitte: Einleitung, Litteratur etc.; Allgemeine Bemerkungen über die Gattung A.; Parallele Formenreihen innerhalb der Gattung; Beschreibung der einzelnen Sippen (dies ist der umfangreichste Theil); Schlüssel zum Bestimmen; Entwickelungsgeschichte der Gattung; Systematik der Gattung auf Grund der Phylogenie; Verzeichniss der angeführten Pflanzennamen. Die Methode, welche der Verf. bei seinen phylogenetischen Darlegungen angewandt hat, schliesst sich an die von Wettstein vertretenen Grundsätze an, wornach die Geschichte einer Pflanze vornehmlich aus deren geographischen Verbreitung im Verein mit der morphologischen Eigenart zu erschliessen ist, sofern es sich um relativ jüngere Bildungen handelt. Dadurch gewinnt die Abhandlung auch ein allgemeineres Interesse. Der Verf. hebt hervor, dass der Zweck derselben auch dahin gehe, anderen Forschern Material zu descendenztheoretischen Untersuchungen zu liefern, er schliesst sich demgemäss den aus der Wettstein'schen Schule hervorgegangenen Monographieen von Gentiana und Euphrasia an. Wie dankenswerth derartige Untersuchungen gerade gegenwärtig sind, braucht kaum besonders hervorgehoben zu werden. K. G.





